

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tereza Lišková

Rod *Sicista* (Mammalia, Rodentia, Zapodidae) v západním Palearktu:
diversita, fylogenese a areálová historie.

Genus *Sicista* (Mammalia, Rodentia, Zapodidae) in the Western Palearctics:
diversity, phylogeny and paleobiogeography.

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Ivan Horáček CSc

Praha, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 5. 2018

Tereza Lišková

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli bakalářské práce prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc za odborné vedení, za pomoc a rady při zpracování této práce.

Abstrakt

Práce shrnuje literární data týkající se taxonomie, rozšíření, fylogeneze a areálové historie rodu *Sicista*. Rod tvoří monotypickou čeleď Sminthidae, představující bazální vývojovou větev nadčeledi Dipodoidea, doložené od svrchního eocénu. Zahrnuje celkem 14 recentních druhů rozšířených od východní Asie po střední Evropu. Většina z nich osídluje drobné areály horských oblastí střední Asie a Kavkazské oblasti, výjimkou jsou druhy *S.betulina* a *S.subtilis*, s poměrně velkými areály, zasahující i do střední Evropy. Evropský fosilní záznam (více než 150 čtvrtohorních nálezů) ukazuje výrazně širší rozšíření v různých úsecích pleistocénu a v nejstarším holocénu. Druhovát příslušnost fosilních dokladů je však v řadě případů sporná, morfologické rozdíly jednotlivých druhů jsou velmi nezřetelné. Diskriminační možnosti a historie výskytu ve střední Evropě jsou podrobně diskutována se zvláštním zřetelem k fosilním dokladům z území ČR a Slovenska.

Klíčová slova: *Sicista*, fylogeneze, areálová historie, diversita, taxonomie, západní Palearktida

Abstract

The bachelor thesis surveys literary data on taxonomy, distribution, phylogeny and range history of the genus *Sicista*, one of the least known clade of Palearctic rodents. The genus composes a monotypic family Sminthidae, a basal branch of the superfamily Dipodoidea recorded since the late Eocene. Fourteen recent species are currently distinguished. Most of them colonize small vicariant ranges distributed from East Asia to Central Europe with peak of species diversity in Central Asia and Caucasus regions. Also two taxa occupying large ranges (*S.betulina*, *S.subtilis*) including eastern parts of Central Europe rank among the rarest local species throughout most of their ranges. The European fossil record (more than 150 Quaternary sites) indicate quite a more extensive distribution covering diverse regions of the Western Europe during the Pleistocene and the early Holocene. Yet, the species identity of many fossil records remain doubtful due to quite indistinct morphological differences among particular species. The discrimination criteria and range history in Central Europe are discussed in details with particular attention to the fossil record available from the Czech Republic and Slovakia.

Key words: *Sicista*, phylogeny, range history, diversity, taxonomy, Western Palearctics

Obsah

1	Úvod	6
2	Obecná charakteristika taxonu	6
2.1	Taxonomická příslušnost	6
2.2	Současné rozšíření rodu a přehled druhů	8
2.3	Vývoj názorů na klasifikaci a druhovou rozmanitost	9
3	Historie skupiny	9
3.1	Nejstarší fosilní formy	10
3.2	Nejstarší výskyty v Evropě	11
3.3	Fylogenetické kořeny rodu <i>Sicista</i>	11
3.4	Diverzita Sicistinae	12
4	Rod <i>Sicista</i> v západním Palearktu	14
4.1	Myšivky Kavkazu a Zakavkazí	14
4.2	Myšivky Evropy	15
5	Středoevropské druhy (<i>Sicista betulina</i> / <i>Sicista subtilis</i>) jako taxonomický a biogeografický problém	18
5.1	Stanovištní nároky a charakter výskytu	18
5.2	Morfologické diskriminační znaky	18
5.2.1	Dentální morfologie a morfometrie	19
6	Rod <i>Sicista</i> v evropském fosilním záznamu	22
7	Rod <i>Sicista</i> v současném glaciálním cyklu – bezprostřední minulost dnešních populací	25
8	Fosilní nálezy rodu <i>Sicista</i> v českých zemích a na Slovensku	26
9	Závěr	28
10	Seznam použitých zdrojů	29

Příloha 1: Přehled evropských fosilních nálezů rodu *Sicista*

Příloha 2: Deskripce *Sicista praeloriger*

1 Úvod

Myšivka, mysteriózní kuriozita evropské fauny, je drobný hlodavec o velikosti asi 11-19 cm, který se morfologicky velice podobá myšovitým hlodavcům, z hlediska genetického se s nimi ale do stejné skupiny neřadí.

Má jemnou hnědou dorzální srst a často jeden nebo více dorzálních tmavě hnědých proužků, které se táhnou od temene až ke kostrči. Mezi jejich rysy také patří velké oči, krátké, zahnuté drápky a dlouhý polo-uchopovací ocásek, který jim pomáhá držet rovnováhu, když se chytají stébel trav a větviček. K tomu jim napomáhá také nepravý protistojný prst. Pohybují se kvadrupedně, ale pomocí prodloužených zadních končetin dokáží i skákat. Jsou to soumravní a noční zvířata a přes den mohou být viděna, pokud se vydají hledat potravu. Jsou všežravé a živí se nejrůznější potravou od hmyzu, pavouků, hlemýžďů, žížal až po semena, ovoce, cibulky, oddenky, listy, stonky a květy. Přes zimu hibernují. Hnízdí v mělkých podzemních norách, naplaveném dříví, padlých kmenech stromů, trouchnivějících pařezech a výjimečně v kmenech živých stromů. (Holden-Musser et al. 2017).

Myšivky obývají velké plochy, avšak v pouze malých hustotách a nejsou tedy běžným taxonem. Všeobecně jsou málo prozkoumané a v této práci se tedy pokusím shrnout dosavadní znalosti o nich, zhodnotit stav těchto informací, jejich nedostatky a nastínit případný další výzkum. Na úvod práce se budu věnovat systematické taxonu, z hlediska historického i současného a jeho historickému vývoji včetně jeho fylogenetických kořenů a časných areálových expanzí. Kapitola se také bude zabývat taxonomií a současným druhovým složením v Evropě a přilehlých oblastech (včetně Kavkazu a Zakavkazí) a areálovými výskyty a habitaty jednotlivých druhů. Součástí samostatné kapitoly poté bude porovnání dvou evropských druhů s největšími areály, *Sicista subtilis* a *Sicista betulina*, a to jak z hlediska biogeografického, tak taxonomického, jehož značnou část bude tvořit rozbor jejich dentálních charakteristik. Závěrečná část bakalářské práce se bude věnovat fosilním záznamům rodu v Evropě a zvláště v České republice a jejich taxonomické relevanci a souvislosti s historickým pozadím areálové dynamiky rodu.

2 Obecná charakteristika taxonu

2.1 Taxonomická příslušnost

Myšivky představují poměrně malou skupinu hlodavců (Rodentia BOWDICH 1821), tradičně řazenou do nadčeledi Dipodoidea FISCHER DE WALDHEIM 1817, pokládáné za sesterskou skupinu

nadčeledi Muroidea ILLIGER 1811, s níž tvoří monofylum označované jménem Myodonta SCHAUB 1958.

Postavení myšivek v rámci skupiny Dipodoidea je stále předmětem spekulací. Nejčastěji se řadí buď do samostatné čeledi Zapodidae COUES 1875 nebo do společné čeledi s tarbíkovitými – Dipodidae WATERHOUSE 1842. Pro vývojovou blízkost obou skupin hovoří shodné utváření struktur zygomasseterické oblasti, včetně příslušných svalů, dentice a prodloužení zadních nohou (Klingener 1964). V těchto znacích vykazují myšivky, při začlenění do uvedených čeledí odlišované na úrovni podčeledi - Sicistinae ALLEN 1901, primitivní stav a postavení na bazálním konci fylogenetického stromu (Jansa & Weksler 2004, Shaoyuan Wu et al. 2012).

Vinogradov (1925, podle Lebedeva et al. 2013) v detailní taxonomické analýze nadčeledi Dipodoidea rozdělil tuto skupinu na dvě čeledi, Zapodidae a Dipodidae, přičemž v rámci čeledi Zapodidae vyčlenil podčeledi Sicistinae a Zapodinae COUES 1875. V následujících studiích (Vinogradov 1930, 1937, podle Lebedeva et al. 2013) ovšem toto členění přehodnotil a obě čeledi sloučil do čeledi jedné a to Dipodidae a samostatné postavení podčeledí Sicistinae zpochybnil. Vinogradovy studie představují dodnes základní platformu klasifikace a systematických výzkumů skupiny (Lebedev et al. 2013). Svěbytný status Sicistinae byl nicméně akceptován řadou autorů, vystupuje např. v autoritativním přehledu Ellermana (1940), který tuto skupinu řadí do jedné čeledi s tarbíkovitými. Do společné skupiny Dipodidae myšivky zařazují i někteří současní autoři – např. Kowalski (2001) nebo Wang & Qiu (2000) a dříve také Holdenová & Musser (2005). Jiní autoři ovšem trvají na odlišení samostatné čeledi Zapodidae včetně podčeledí Zapodinae a Sicistinae – např. Daxner-Höck (1999).

Alternativně jsou myšivky klasifikovány ve zcela samostatné čeledi. Tak např. Steinová (1990) zdůrazňuje hluboké odlišnosti v uspořádání svalstva nohou a na jejich základě klasifikuje příslušné taxony jako rozdílné čeledi – Sicistidae WEBER 1928 a Dipodidae. K tomuto konceptu se přiklání také Vorontsov et al. (1971, podle Holdenové & Mussera 2005), který ale z Dipodidae oddělil ještě samostatnou čeleď Zapodidae, přičemž na úrovni čeledi rozlišuje rovněž skupinu Sicistidae. Pro ni však prosazuje jméno Sminthidae SCHULZE 1890 zohledňující Brandtův (1855) supergenerický taxon *Sminthi*, založený na rodovém jménu *Sminthus* NORDMANN 1940, které je mladším synonymem prioritního označení rodu *Sicista* - tedy *Sicista* GRAY 1827. Vorontsov et al. (o. c.) zdůrazňuje jako opěrné kritérium fylogenetických vztahů karyotypové znaky přičemž skupinu Zapodidae z tohoto hlediska pokládá za nejprimitivnější linii skupiny. Samostatné postavení monotypické čeledi Sicistidae uznával také Shenbrot (1992, podle Lebedeva et al. 2013, který stejně jako Vorontsov et al. (o. c.) prosazoval název Sminthidae a na základě kladistické analýzy morfologických znaků určil jako nejbližší

příbuzné Euchoreutinae LYON 1901 = tarbíčci. Ze současných autorů uznává samostatnou čeleď Sminthidae také např. Lebedev et al. (2013), který analogické závěry ukazuje na základě kombinace molekulárních a morfologických znaků (dentice, peniální morfologie, přídavné reprodukční žlázy a bubínkové výdutě a střední ucho).

2.2 Současné rozšíření rodu a přehled druhů

Současný autoritativní přehled skupiny (Holden-Musser et al. 2017) v zásadě přebírá tento obraz a čeleď Sminthidae dále dělí do 4 podskupin (tab. 1), dohromady se 14 oficiálně uznávanými druhy, které se vyskytují v asijské a evropské palearktické oblasti. Obecně se skupiny dají ještě rozdělit podle přítomnosti dorzálních proužků na srsti, ale některé myšivky ze severní a stepní evropské skupiny, které jsou charakterizovány jako jednobarevné, proužky na zádech mají. Východní a západní horské druhy proužky nemají nikdy. Druhy v každé skupině jsou ve většině případů alopatrické a externě téměř nerozlišitelné od ostatních druhů skupiny. Východní horské druhy jsou nejstarší a obývají pohoří střední a východní Asie. Západní horské druhy obývají subalpínské zóny Velkého a Malého Kavkazu. Severní skupina a jižní stepní skupina obsahuje druhy zasahující i do východních oblastí střední Evropy. Výjimkou jsou druhy *Sicista napaea* a *Sicista pseudonapaea*, které obývají pohoří Altaj.

Tab. 1.: Přehled podskupin rodu *Sicista* (podle Holden-Musserové et al. 2017).

Východní horská skupina:

Sicista caudata THOMAS 1907 – myšivka dlouhoocasá

Sicista tianshanica (SALENSKY 1903) – myšivka ťanšanská

Západní horská skupina:

Sicista caucasica VINOGRADOV 1925 – myšivka kavkazská

Sicista kazbegica SOKOLOV, BASKEVICH & KOVALSKAYA 1986 – myšivka gruzínská

Sicista armenica SOKOLOV & BASKEVICH 1988 – myšivka arménská

Sicista concolor (BÜCHNER 1892) – myšivka jednobarevná

Sicista kluchorica SOKOLOV, KOVALSKAYA & BASKEVICH 1980 – myšivka kluchorská

Severní skupina:

Sicista napaea HOLLISTER 1912 – myšivka altajská

Sicista pseudonapaea STRAUTMAN 1949 – myšivka šedá

Sicista strandi FORMOZOV 1931 – myšivka jižní

Sicista betulina (PALLAS 1779) – myšivka horská

Jižní stepní skupina:

Sicista trizona (FRIVALDSZKY 1865) – myšivka maďarská

Sicista loriger (NATHUSIUS 1840) – myšivka Nordmannova

Sicista subtilis (PALLAS 1773) – myšivka stepní

2.3 Vývoj názorů na klasifikaci a druhovou rozmanitost

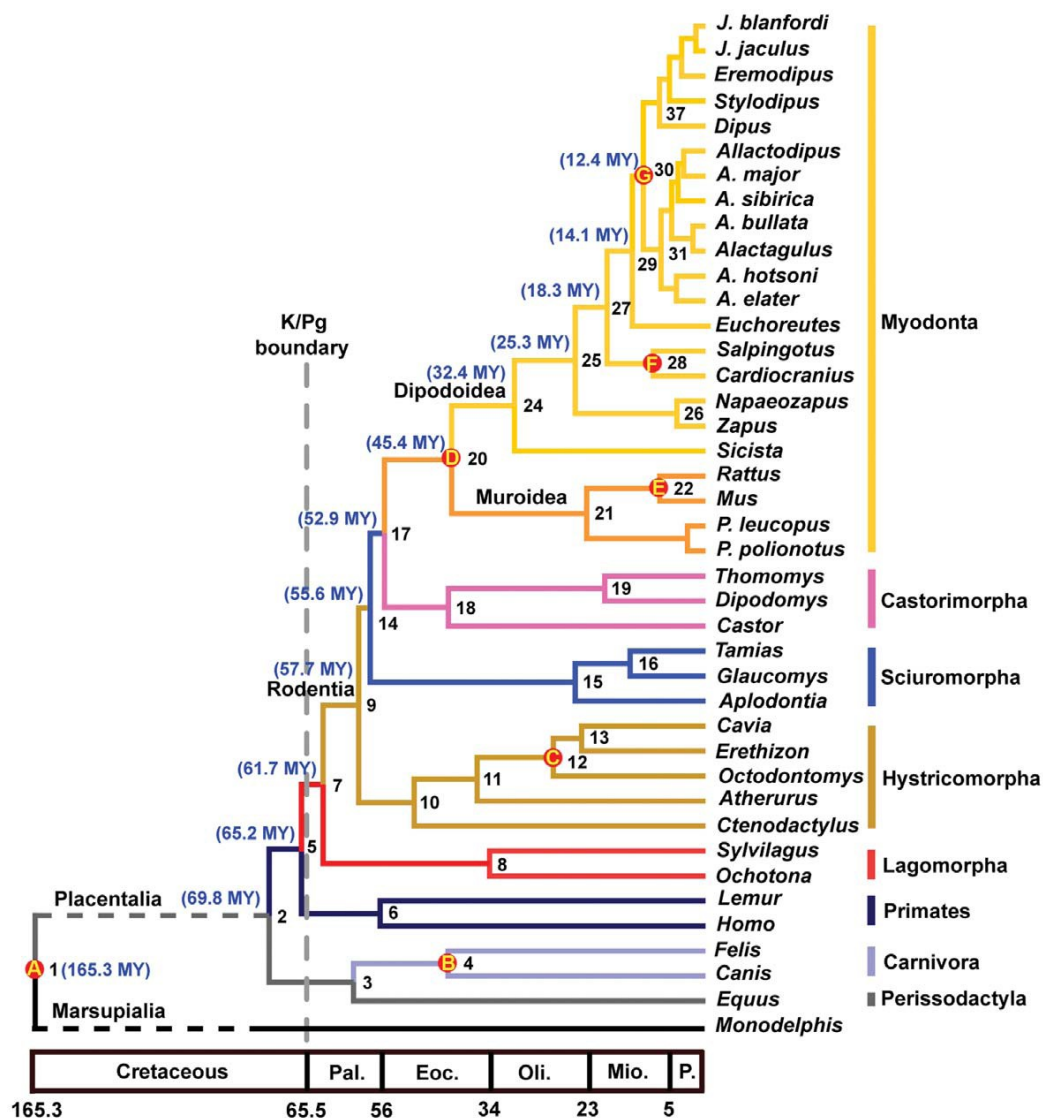
Klasifikace a druhová rozmanitost myšivek v průběhu let prošla různými změnami. Měnily se nejen názvy jednotlivých druhů, ale i samotné zařazení myšivek do jednotlivých skupin. Docházelo také ke změnám jednotlivých poddruhů. Nejvíce jich mají *Sicista betulina* a *Sicista subtilis* a jejich složení se mění dodnes, a to převážně u druhého zmiňovaného druhu. Více se o tomto tématu zmiňuji v dalších částech práce. Nyní uvádím dva příklady klasifikací z minulých let.

Fejfar (1959) například vytvořil 2 skupiny, kam rozřadil druhy na základě morfologie pruhu na zádech. Jednobarevná skupina *concolor* obsahovala druhy z oblasti Kavkazu a východní Asie, *Sicista concolor*, *Sicista tianshanica*, *Sicista caudata*, *Sicista caucasica* a v té době ještě uznávané druhy *Sicista leathemi* THOMAS 1893 a *Sicista flavus* TRUE 1894, které jsou nyní synonymní druhu *Sicista concolor* (Holden 1993, podle Molura 2016). Do skupiny *subtilis* zařadil evropské druhy *Sicista betulina*, *Sicista subtilis* a jejich poddruhy. *Sicista strandi* byla v té době považována za poddruh druhu *Sicista betulina*.

Baskevich (1996), už na základě molekulární analýzy, dále Fejfarovu (o. c.) skupinu *subtilis* rozdělil na 2 skupiny. Do první skupiny patřily druhy *Sicista betulina* a už od ní oddělený druh *Sicista strandi* a do druhé skupiny zařadil druhy *Sicista subtilis* a *Sicista severtzovi*, která byla ještě donedávna považována za samostatný druh, nyní je však jedním z poddruhů *Sicista subtilis* (Cserkés et al. 2017). Poslední skupina už neobsahovala druhy *Sicista leathemi* a *Sicista flavus* (v té době již považované za synonymní druhu *Sicista concolor*) a také další druhy z východní Asie, které Baskevich do své analýzy nezařadil. Naopak do skupiny k druhu *Sicista caucasica* dále zařadil druhy *Sicista armenica*, *Sicista kluchorica* a *Sicista kazbegica*.

3 Historie skupiny

Současné genomické analýzy (Shaoyuan Wu et al. 2012) potvrzují shora diskutovaný obraz fylogeneze skupiny, sesterské relace nadčeledí Muroidea a Dipodoidea (tvořící skupinu Myodonta) a basální postavení podčeledi Sicistinae v rámci nadčeledi Dipodoidea (obr. 1).



Obr. 1. Molekulární časová škála pro řády Rodentia, Lagomorpha, Primates, Carnivora a Perissodactyla (Shaoyuan Wu et al. 2012). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046445>

3.1 Nejstarší fosilní formy

Nejstarší formou naznačující divergenci Myodonta od čeledi veverkovitých – Sciuridae je *Erlanomys combinatus* LI & MENG 2010 z basálního eocénu Číny, který vykazuje shodné dentální znaky se středoeocenní formou *Elymys complexus* a svrchnoeocenními asijskými formami rodů *Aksyromys*, *Primismithus* a *Allosmithus* (Li & Meng 2010). *Elymys complexus* EMRY & KORTH 1989 popsán na základě fragmentu maxilly ze středního eocénu severní Ameriky (Nevada) je pokládán za nejstaršího společného předka Dipodoidea (Emry & Korth 1989). V podobných souvislostech jsou připomínány rovněž rody *Simimys* WILSON 1935 ze středního až svrchního eocénu, *Simiacritomys* KELLY 1992 a *Nonomys* EMRY & DAWSON 1973 ze svrchního eocénu a asijské rody ze středního

eocénu *Primisminthus* TONG 1997, *Banyesminthus* TONG 1997, *Aksyiromys* SHEVYREVA 1984 a *Blentosomys* SHEVYREVA 1984 (Daxner-Höck & Wenyu Wu 2003, Wang & Qiu 2000).

Plesiosminthus VIRET 1926 je všeobecně pokládán za společného předka Zapodidae a geologicky nejstaršího zástupce podčeledi Sicistinae (Fejfar 1959). V bazální části fylogenetického stromu Sicistinae se nachází také *Parasminthus* BOHLIN 1946, předkovské formy jsou kladeny do okruhu rodů *Allosminthus*, *Sinosminthus* a *Heosminthus* WANG 1985 ze svrchního eocénu Číny (Wang & Qiu 2000, Daxner-Höck & Wenyu Wu 2003), přičemž podle Daxner-Höcka a Wenyu Wu (o. c.) je právě *Heosminthus* přímým předkem rodu *Plesiosminthus*, který se z něj vyvinul během oligocénu. Toto podporuje i nález Lopatina a Zazhigina (2000) ze staršího miocénu z lokality Tubek v Kazachstánu. Ti popisují nový druh podčeledi Sicistinae, *Xenosminthus zayssanensis*, s výraznými podobnostmi s rodem *Heosminthus*.

3.2 Nejstarší výskyty v Evropě

První záznam Zapodidae z Evropy se datuje do svrchního oligocénu a je jím již zmiňovaný rod *Plesiosminthus*. Za nejstaršího předka evropských druhů je považován *Plesiosminthus promyaron* SCHAUB 1930, který se do Evropy dostal z Asie před 6 miliony lety (Kimura 2013) a v pozdním oligocénu se rozšířil skoro po celé Evropě (Freudenthal 1997). Tento druh byl poté na konci tohoto období nahrazen druhy *Plesiosminthus schaubi* VIRET 1926 a *Plesiosminthus winistoerferi* ENGESSER 1987. Právě *Plesiosminthus schaubi* je považován za nejstaršího čistě evropského zástupce čeledi (Kimura 2013). Druh byl nalezen ve svrchooligocenní lokalitě Coderet-Branssat ve Francii a je doložený rovněž z několika lokalit podobného stáří střední a západní Evropy (Fejfar 1959). Na začátku miocénu už žil v Evropě pouze jediný druh a to *Plesiosminthus myarion* SCHAUB 1930 (Daxner-Höck 1999).

3.3 Fylogenetické kořeny rodu *Sicista*

Fylogenetické kořeny vlastního rodu *Sicista* nejsou však příliš jasné. Jednou z alternativ je severoamerický původ rodu spojovaný s miocenní formou *Plesiosminthus clivosus* (GALBREATH 1953) (Shotwell 1970), od níž je odvozován severoamerický rod *Macrogathomys* HALL 1903, který byl objeven v pozdním miocénu v americkém Oregonu a byl součástí fauny Bartlett Mountain (Shotwell o. c.). Tento rod je poté pokládán za vývojový zdroj, z něž se dále vyvinuly v mladším miocénu dnešní Sicistinae (Green 1977). Diversitu této skupiny v severní Americe dokládají dále rody

Schaubeumys WOOD 1935, *Megasminthus* KLINGENER 1966, *Miosicista* KORTH 1993 a *Tyrannomys* MARTIN 1989 doložené zde od oligocénu až do spodního pleistocénu (Korth 1994, Kimura 2013).

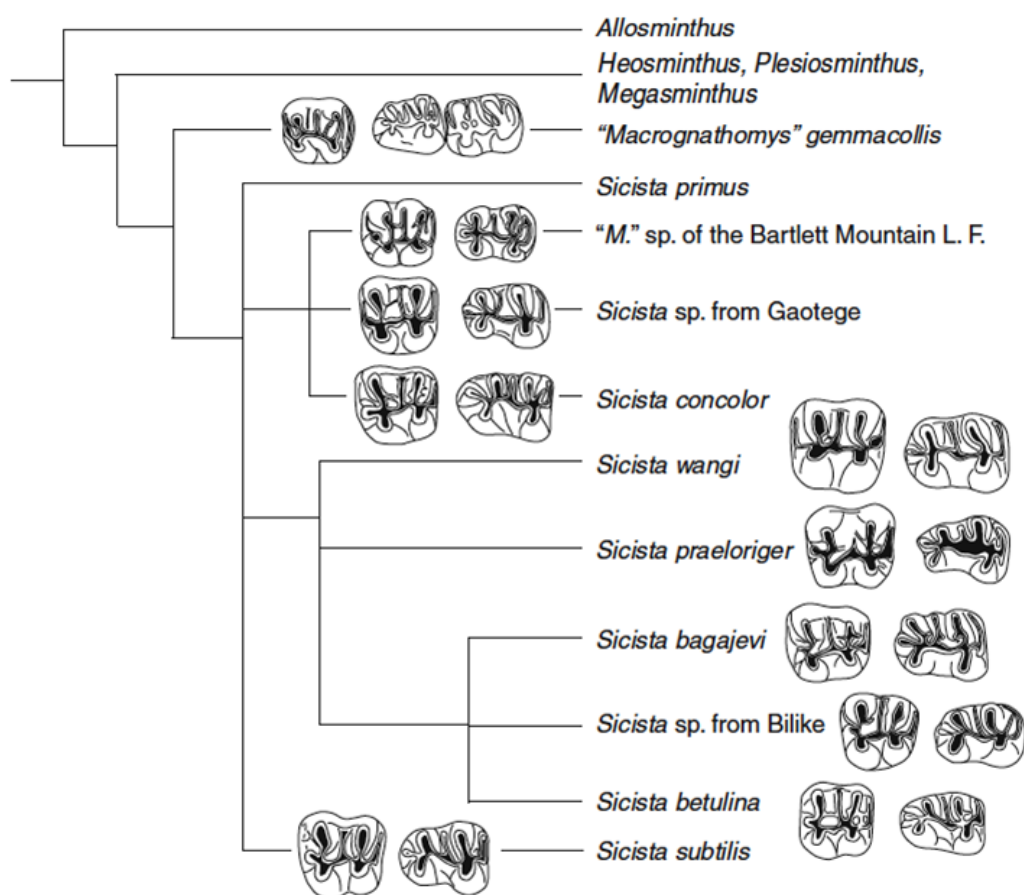
Jinou alternativou je asijský původ rodu. Robustní podporu této hypotézy skýtají fosilní doklady, zejména nejstarší forma rodu *Sicista*, *Sicista primus* KIMURA 2010 z Číny (spodní miocén lokality Gashunyinadege ve Vnitřním Mongolsku) datovaná na 17 milionů let (Kimura 2011). Kimura (2013) na základě kladistické analýzy určil, že rody *Sicista* a *Macrognathomys* tvoří monofyletickou skupinu, a že severoamerické rody *Schaubeumys* a *Macrognathomys* jsou synonymem rodů *Plesiosminthus*, respektive *Sicista* a Shotwellovu (1970) hypotézu považuje za neplatnou. Navrhuje také, že synonymem rodu *Sicista* by mohla být také severoamerická *Miosicista*. Podle Kimury (o. c.) se také rod *Plesiosminthus* do Severní Ameriky rozšířil z Asie a to alespoň třikrát přes Beringovu úžinu. Jako první se do Ameriky dostal již zmiňovaný *Plesiosminthus clivosus* a před 30 miliony lety přibližně v období, kdy došlo k divergenci rodů *Plesiosminthus* a *Sicista*. Do Evropy se rod podle Kimury (o. c.) dostal dvakrát a vyvíjel se poté nezávisle na asijských druzích. Výjimkou je druh *Plesiosminthus winistoerferi* ENGESSER 1987, který má pravděpodobně samostatný asijský původ v druhu *Plesiosminthus barsboldi* DAXNER-HÖCK & WU 2003 (Daxner-Höck & Wu 2003). Daxner-Höck a Wu (o. c.) připojují ještě druh *Plesiosminthus asiaticus* DAXNER-HÖCK & WU 2003 a několik blíže neurčených druhů *Plesiosminthus* sp. ze závěru středního oligocénu východní Asie dokládajících původ rodu v této oblasti a jeho migraci do západního Palearku v závěru oligocénu. Nezávislý původ na myšivkách z Gashunyinadege mají podle Kimury (2013) americké druhy. Podle něj se *Sicista gemmacolis* = "*Macrognathomys*" dostala do severní Ameriky dříve, než se vyvinuly myšivky z této oblasti. Oponuje tak hypotéze, že rod se mezikontinentálně rozšířil pouze jednou během staršího oligocénu nebo dříve (Korth 1994). Připouští ale, že by se euroasijské myšivky mohly vyvinout ze severoamerických druhů. Severoamerická *Sicista nanus* (HALL 1930) je totiž morfologicky podobná druhu *Sicista subtilis*, datuje se ale asi o 10 milionů let dříve. Hypotézu asijského původu rodu podporují i závěry Cserkésze et al. (2017) zdůrazňující na základě podrobné analýzy morfologických a molekulárních dat centrum diverzity rodu ve střední Asii a bazální postavení středoasijských forem.

3.4 Diverzita Sicistinae

Sicistinae byly široce rozšířené v Severní Americe, Evropě i Asii až do svrchního miocénu. Vrcholu taxonomické diversity skupina dosahuje na přelomu oligocénu a miocénu (Kimura 2013), v první řadě v asijské oblasti, kde je zastoupeno 9 rodů (*Tatalsminthus*, *Shamosminthus*, *Gobiosminthus*, *Parasminthus*, *Plesiosminthus*, *Litodonomys*, *Sinodonomys*, *Omoiosicista* a *Arabosminthus*) a v období miocénu dalších 5 (*Sicista*, *Heterosminthus*, *Lophocricetus*, *Lophosminthus*

a *Sibirosmintus*) (Holden & Musser 2005). K velkému rozšíření Sicistinae došlo díky teplému klimatu. S klimatickými změnami ve svrchním miocénu většina těchto linií mizí a v pliocénu vystupuje již jen jediný rod - *Sicista* (Zhang et al. 2013).

Kromě druhu *Sicista primus* je známo dalších šest fosilních druhů tohoto rodu – dva ze středního miocénu Severní Ameriky a čtyři z pliocénu Eurasie (Kimura 2011). Mezi fosilní asijské druhy patří například *Sicista wangi* QIU & STORCH 2000 nebo *Sicista bagajevi* SAVINOV 1970. V oblasti středního Mongolska byly navíc nalezeny další potenciální nové druhy (Qiu & Storch 2000, podle Kimury 2011).



Obr. 2.: Fylogenetický strom rodu *Sicista* s ilustrovanými M1 (levý) a m1 (pravý). U "*M.*" *gemmacollis* je ilustrovaný navíc m2 (Kimura 2011).

4 Rod *Sicista* v západním Palearktu

Myšivky v západním Palearktu obývají střední, východní a západní Evropu. Výrazným centrem skupiny je i oblast Kavkazu a Zakavkazí. Většina druhů osídluje pouze drobné ostrůvkovité areály, ale i několik druhů s velkými areály (včetně *Sicista betulina* a *Sicista subtilis*) tvoří vlastní soubor vzájemně izolovaných populací omezených na stanoviště odpovídající jejich habitatovým nárokům. Ty se u jednotlivých druhů dosti liší. V rámci rodu pak zahrnují jak polopouštní a stepní stanoviště, tak tajgové formace, polootevřená lesní stanoviště s bohatým bylinným patrem až po subalpínské louky. Diverzifikované bylinné patro a omezený efekt lidských zásahů jsou dalším společným faktorem.

4.1 Myšivky Kavkazu a Zakavkazí

V oblasti Kavkazu a Zakavkazí najdeme 4 velmi blízké příbuzné druhy, které na základě chromozomálních charakteristik, jednotného dorzálního zbarvení a podobnostech v mužské reprodukční anatomii sjednotil do jedné skupiny Baskevich (1996). Patří sem *Sicista armenica*, *Sicista caucasica*, *Sicista kazbegica* a *Sicista kluchorica*. Svým výskytem sem také zasahuje druh *Sicista strandi*, blízké příbuzný druhu *Sicista betulina*.

Sicista armenica

Tento druh se jako jediný vyskytuje v oblasti Malého Kavkazu a to pouze lokálně v severozápadní Arménii v regionu Pazdanskij. Je známý ze hřbetů Pambak a Tsakhkuniats v povodí řeky Hrazdan. Najdeme ho v subalpínských lesních loukách a mýtinách s vysokou trávou a hustých bylinným porostem na úrovni horní hranice lesa (Baloyan et al. 2015, Holden-Musser et al. 2017, Kryštufek & Vohralík 2005).

Sicista caucasica

Tato myšivka se ze všech kavkazských druhů vyskytuje nejzápadněji. Najdeme ji v severozápadním Kavkazu v Rusku a v Gruzii. Vyskytuje se na severních svazích od řeky Pshish na východě až po severní část řeky Kizgich. Na jižních svazích ji najdeme v Abcházii. Druh byl nalezen na místech, jako jsou louky a lesní mýtiny nebo břehy řek s bohatou travní vegetací a bylinným podložím a nadmořskou výškou v rozmezí 1400–2100 m n. m., málokdy se najde v lesích (Shenbrot et al. 1995, podle Kryštufka & Vohralíka 2005, Kryštufek & Vohralík 2005, Tsytsulina et al. 2008, Holden-Musser et al. 2017). Je kryptický a rozlišitelný jen na základě chromozomálních setů. Morfologicky je

velice podobný druhu *Sicista armenica* a jediným rozlišitelným faktorem je pravděpodobně velikost hlavičky spermie, která je u této myšivky kratší (Baskevich 1996).

Sicista kazbegica

Druh se vyskytuje pouze v centrální oblasti Velkého Kavkazu v okrsku Kazbegi, v Gruzii a severní Ossetii a v přilehlých částech Ruska. Areál tohoto druhu je velice omezený a nebyl zatím moc zmapován. Najdeme ho v subalpínských loukách a smíšených lesích v nadmořské výšce od 1850 do 2200 m n. m. s hustou vysokou trávou a vysokým bylinným patrem (Shenbrot 2016, Holden-Musser et al. 2017).

Sicista kluchorica

Myšivka kluchorská se vyskytuje v západní oblasti velkého Kavkazu na severu Ruska a severozápadní Gruzie. Najdeme ji v subalpínských loukách a pastvinách, lesních mýtinách a březích řek v nadmořské výšce od 1500 m n. m. do 2600 m n. m. Vyskytuje se na místech s velice hustou trávou a bylinným podložím (Holden-Musser et al. 2017, Kennerley 2017). Tento druh je téměř neodlišitelný od myšivky kavkazské. Jejich vnější vzhled a speciálně kraniální morfologie jsou prakticky totožné (Baskevich 1996).

Sicista strandi

Tento druh se nachází mezi řekami Volha a Don a zasahuje svým výskytem až na Ukrajinu, pravděpodobně až k řece Dněpr a svým výskytem zasahuje až k severnímu Kavkazu. Obývá keřové, ale také luční stepi, suché lužní lesy, nivní lesy a louky, břehy potoků, močály a jalovcové háje. V Kavkazu její distribuce sahá až do výšek 2300 m n. m. a obývá zde horské a lesní stepi a subalpínské louky (Shenbrot et al. 1995, podle Tsytsulinové et al. 2016, Holden-Musser et al. 2017, Tsytsulina et al. 2016). Až do roku 1989 byla tato myšivka poddruhem myšivky horské, *Sicista betulina*, dokud ji na základě velikosti a délky penisové kosti a karyotypu neoddělil Sokolov et al. (1989, podle Holden-Musserové et al. 2017).

4.2 Myšivky Evropy

V oblastech převážně střední a východní Evropy najdeme druhy *Sicista subtilis*, *Sicista loriger*, *Sicista trizona* a výše zmiňovaný druh *Sicista betulina*. *Sicista loriger* a *Sicista trizona* byly původně považovány za poddruhy myšivky stepní a jejich oddělení od druhu *Sicista subtilis* navrhl v roce 2016 Cserkés et al. Tyto nově vzniklé druhy se od druhu původního dají rozlišit na základě cytogenetických rozdílů a genitální morfologie. Z žaludu *Sicista loriger* vychází 2 mm dlouhý trn (Pucek 1982b.). U druhu *Sicista trizona* z něj vychází široká 1 mm dlouhá šupina (Méhely 1913).

Sicista loriger

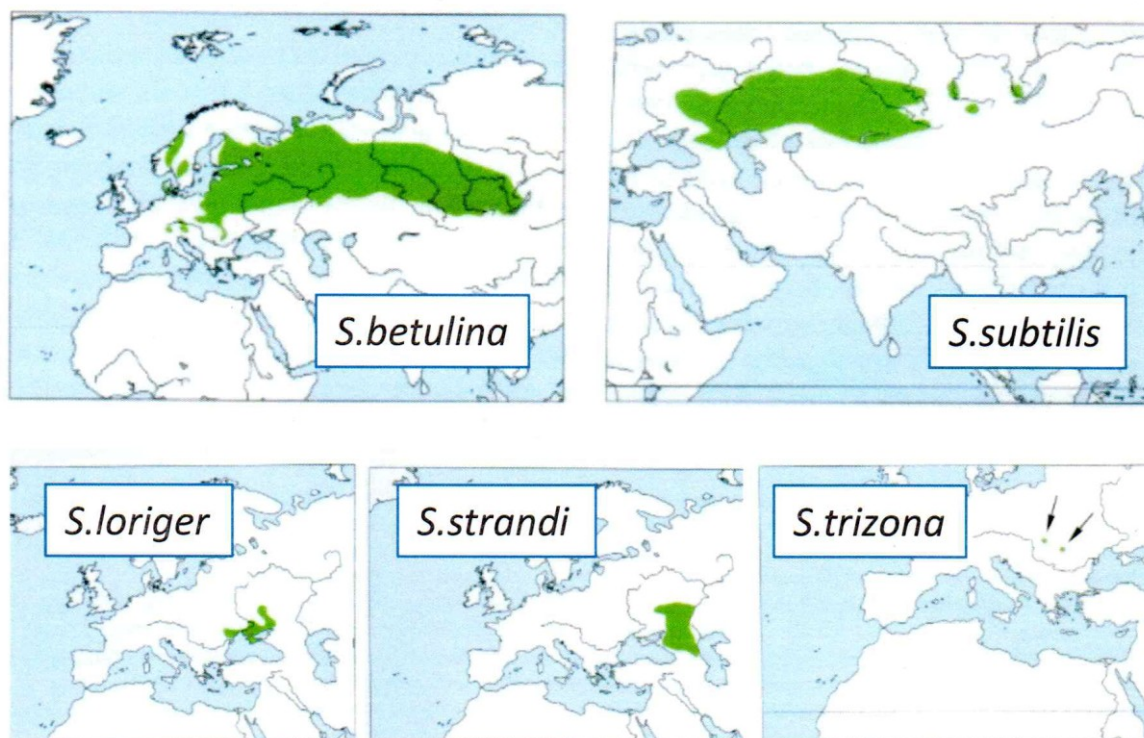
Druh se vyskytuje pouze na 10 lokalitách ve východním Rumunsku, severní a východní Ukrajině a severozápadním Rusku na západě regionu Belgorod. Jeho distribuce je však málo prozkoumaná. Najdeme ho na písčitých a keřových stepích a lesostepích, pastvinách, které jsou pokryté hustou, vysokou vegetací (Holden-Musser et al. 2017).

Sicista trizona

Tato myšivka je endemitem Karpatské pánve. Vyskytuje se na nedotčených areálech s vysokou bylinnou vegetací, která zůstává na pastvinách po pasení dobytka. Druh se dá rozdělit na dva poddruhy a to *Sicista t. trizona* FRIVALDSZKY 1865 a *Sicista t. transylvanica* CSERKÉSZ, RUSIN & SRAMKÓ 2016. Poddruh *Sicista t. trizona* najdeme pouze na lokalitě CHKO Borsodi-Mezőség v severovýchodním Maďarsku a *Sicista t. transylvanica* se vyskytuje v centrálním Rumunsku (Cserkész et al. 2016, Holden-Musser et al. 2017, Cserkész 2007).

Sicista subtilis

Tento druh obývá rozlehlý areál, který zasahuje až do severního Kazachstánu. Vyskytuje se převážně na území Ruska od jezera Bajkal až po řeku Volhu (Kovalskaya et al. 2011). V jiných částech Evropy je poměrně vzácná. Najdeme ji v oblastech střední a jižní Evropy. Vyskytuje se na otevřených stepních a polopouštních oblastech a zemědělských plochách (Pucek 1982a). Druh se dělí na několik poddruhů. Jsou to *Sicista s. subtilis* PALLAS 1773, *Sicista s. vaga* PALLAS 1779, *Sicista s. sibirica* OGNEV 1935, *Sicista s. cimlanica* KOVALSKAYA ET AL. 2000 a staronově *Sicista s. severtzovi* OGNEV 1935 (Holden-Musser et al. 2017). Poslední jmenovaná myšivka byla dříve považovaná za samostatný druh a její zařazení zpět k druhu *Sicista subtilis* navrhl v roce 2016 Cserkész et al. Poddruhy *Sicista s. subtilis* a *Sicista s. vaga* jsou rozšířeny v oblastech kolem řeky Volhy a dále postupují na východ přes Kazachstán až k řece Ob a pohoří Altaj v případě *S. s. subtilis* a až do severozápadní Číny v případě *S. s. vaga* (Cserkész et al. 2015). *Sicista s. severtzovi* se vyskytuje v severozápadním Rusku a na východní Ukrajině. Existuje zatím však jen málo studií o výskytu tohoto druhu. *Sicista s. cimlanica* je známá pouze z lokality Tsimlyansk Sands poblíž řeky Don a *Sicista s. sibirica* se vyskytuje převážně na lesostepích na severu Sibiře (Holden-Musser et al. 2017). Uvedené závěry i vniotroduhové členění *Sicista subtilis* je však třeba akceptovat s velkou rezervou, jde o vzácný druh na většině areálu doložený spíše jen ojedinělými nálezy, jejichž taxonomická interpretace je mnohdy dosti sporná.



Obr. 3. Recentní areály západopaleartických druhů rodu *Sicista* (Holden-Musser et al. 2017).

Sicista betulina

Předchozí tvrzení do značné míry platí i pro tento evropský druh. Její areál zahrnuje podstatnou část střední a severní Evropy a zasahuje až do Ruska k jezeru Bajkal a na severu k Uralu. Její rozšíření sahá až k polárnímu kruhu a na jihu do Karpat. Na většině tohoto území jde ovšem o vzácný druh omezený na horské lesní oblasti. Vyskytuje se ve vyšších nadmořských výškách a na stanovištích s bohatou bylinnou vegetací (Pucek 1982b). Vnitrodruhová proměnlivost je s ohledem na nedostatek početnějších sérií prozkoumána jen velmi nedostatečně. Provizorně je druh členěn do čtyř poddruhů. *Sicista b. betulina* PALLAS 1779 je nejhojnější a její areál pokrývá většinu střední a východní Evropy a evropské části Ruska. Vyskytuje se až na Sibiři a v pohoří Altaj. V českých lesích, Alpách a Karpatech se vyskytuje poddruh *Sicista b. montana* MÉHELY 1913 a ve Skandinávii najdeme poddruh *Sicista b. norwegica* CHAWORTH-MUSTERS 1927. Jediným asijským poddruhem je *Sicista b. taigica* STROGANOV & POTAPKINA 1950, která se vyskytuje na severu Sibiře mezi pohořím Altaj a jezerem Bajkal (Holden-Musser et al. 2017).

5 Středoevropské druhy (*Sicista betulina*/*Sicista subtilis*) jako taxonomický a biogeografický problém

5.1 Stanovištní nároky a charakter výskytu

Obecně by se dalo říci, že *Sicista betulina* se vyskytuje na severu Evropy a *Sicista subtilis* na jihu Evropy. Jejich areály se však mohou překrývat, zejména v karpatské oblasti.

Myšivka stepní, *Sicista subtilis*, jak už jméno napovídá, žije na stepích. Obecně ale vyhledává otevřená stanoviště s hustou a vysokou trávou. Nalezneme ji také na polopouštích, zemědělských plochách, loukách v říčních údolích, lesostepích a chráněných lesích. Upřednostňuje tedy suché biotopy. Její areál sahá až po 55° severní šířky. Evropské nálezy jsou soustředěny v Pannonské oblasti. Pocházejí ze stepních lokalit Rakouska, Srbska, Maďarska, Bulharska, Rumunska a její areál sahá až k pobřeží Černého a Azovského moře. Nachází se také v jihovýchodním Polsku (Pucek 1982b, Mitchell-Jones et al. 1999).

Sicista betulina naopak preferuje vlhčí horské oblasti smíšených lesů, typicky s hojným výskytem břízy a smrku, polootevřené formace se smrky a olšemi, vlhké lučiny, borovicové lesní bažiny, bažinaté louky, vrchoviště a mýtiny s bohatými travinami a bylinnou vegetací. Na severu žije i v nižších nadmořských výškách, v Evropě však pouze v horách. Vyskytuje se až nad horní hranicí lesa v nadmořské výšce až 2100 m n. m. Ve střední Evropě jsou těžištěm rozšíření Alpy a Karpaty. Reliktní populace nacházíme ve východním Polsku, jižním Německu, České republice a Rakousku. Na severu ji najdeme v Dánsku, Finsku a Norsku a populace sahají až k severnímu Uralu. Nachází se také na Ukrajině, Voroněžské oblasti v Rusku a na severu Kazachstánu (Pucek 1982a, Mitchell-Jones et al. 1999).

Zejména v okrajových oblastech alpského a karpatského prostoru se areály *Sicista betulina* a *Sicista subtilis* mohou překrývat a druhová příslušnost řady nálezů rodu z těchto oblastí je mnohdy předmětem diskusí a nejasností. Rozlišení obou druhů není totiž v řadě případů zcela snadné, mezidruhové rozdíly jsou obecně dosti malé.

5.2 Morfologické diskriminační znaky

Mezi hlavní rozlišovací znaky těchto dvou druhů patří, zbarvení srsti, tvar penisu a struktura molárů.

Pro oba druhy je typický pruh na zádech. Barva myšivky stepní se pohybuje od načervenalé šedohnědé po světle hnědou s červenožlutým nádechem. Pruh je černý s přiléhajícími světlými pruhy směrem do boku ohraničenými pruhy tmavými. Někdy může být přerušen. Směrem ke spodní části zad se rozšiřuje a je obklopen pruhy žlutošedivými širokými 3 – 5 mm. Do boku se napojují tmavé

široké proužky srsti. Břicho je šedé a její nohy jsou bělavé. Ocas je nahoře šedý, dole bělavý. Pruh myšivky horské je černý až černohnědý a vede od zátylku ke kořenu ocasu a stejně jako u myšivky stepní je směrem dozadu výraznější. Srst má žlutošedou s příměsí černých chlupů. Zbarvení zad se pohybuje od šedohnědé až po okrovou, na bocích se nachází světlejší červenožlutá barva. Břicho je žlutošedé nebo bělavé. Pruh na zádech může chybět. Nohy má světlé a ocas dorzálně šedohnědý, ventrálně bělavý. Ocas je delší (Pucek 1982).

Myšivky stepní mají nerozdvojený penis, jehož žalud má vepředu trn ve tvaru "V". Celý žalud penisu je pokryt malými ostny. Oproti myšivce horské je kulatá penisová kost nerozšířená. Penis myšivky horské je dvojčlenný se dvěma trny. Žalud je obet malými jehličkami. Spodní rýha s postranními záhyby tvoří tvar "W". Penisová kost je ve spodním překryvu kůže a uprostřed zúžená. Na konci se nachází malá prohlubeň a z pohledu ze strany je kost zahnuta dozadu (Pucek 1982).

Druh *Sicista subtilis* je také obvykle větší a má kratší zadní končetiny než *Sicista betulina*. Nosní výběžky praemaxill směřují dozadu přes nosní kůstky. Satura praemaxillo-frontalis a satura nasofrontalis tvoří dopředu otevřený oblouk. Foramina infraorbitalia je široká a lehce šikmo orientovaná směrem k čelní ploše. Patro je delší a sutura coronaria je užší než u myšivky horské. Ta má spojení praemaxill, nasale a frontale směřující obloukem dozadu. Oblouk je plošší než u *subtilis* (Pucek 1982).

5.2.1 Dentální morfologie a morfometrie

Pro analýzu fosilního záznamu jsou nejdůležitější znaky na dentici. Obecně uváděným rozdílem je skutečnost, že okluzní plocha stoliček myšivky horské je větší a komplikovanější. Hrany bukálních hrbolků jsou zřetelnější a linguální hrbolky jsou propojeny podélným záhybem. U myšivky stepní jsou hrany hlavních hrbolků a záhybů méně vytvořené a nenacházíme zde žádné mosty mezi hrbolky a oky (Pucek 1982).

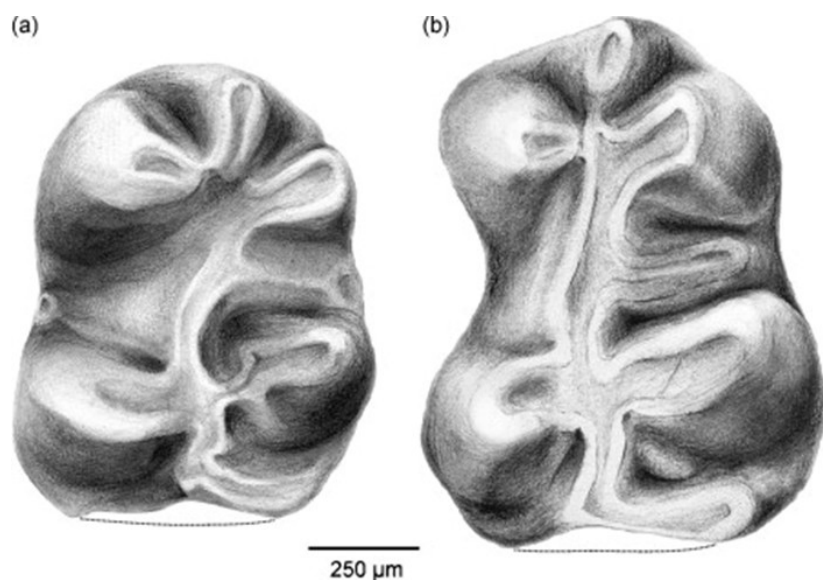
Detailní analýzu dentálních znaků poskytuje práce Oppligera a Beckera (2010), jejichž morfologická analýza navazuje na nomenklaturu použitou Puckem (o. c.). Oppliger a Becker použili k analýze 100 izolovaných zadních zubů druhu *Sicista betulina*, které byly nalezeny na švýcarské lokalitě Vâ Tche Tchâ. Tyto moláry dvakrát změřili a porovnali s moláry *Sicista subtilis* a jinými vzorky *Sicista betulina* za použití metod Mahalanobisovi distance (Mahalanobis 1936) a poměrného diagramu (Simpson 1941). Upozorňuji ale, že Oppliger a Becker (o. c.) pro srovnání použili i data, která se týkají dnes již dvou samostatných druhů, *Sicista loriger* (= *Sicista s. nordmanni*) a *Sicista*

trizona (= *Sicista s. trizona*). Výsledky je proto třeba brát s rezervou. Stejně tak se původní klasifikace týká i Puckovy (1982a) a Mitchell-Jonesovy et al. (1999) distribuce myšivky stepní.

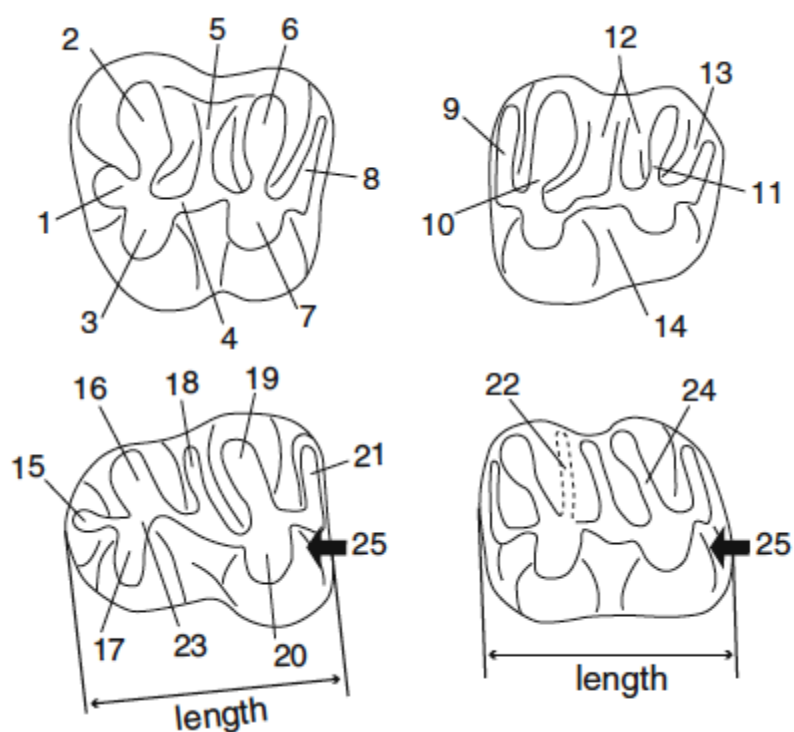
Podle Oppligera a Beckera (o. c.) se k analýze rozdílů mezi nimi dají použít délky a šířky M1, M2, m1 a m2. Například ale u M1 velikost není vždy signifikantní. Roli zde hrají různé poddruhy, ale také časová období, pozdněpleistocenní formy obou druhů jsou podstatně větší než formy recentní (Popov 2000), odkud vzorky pocházejí. Nejmenší poddruh myšivky stepní *Sicista s. trizona*, může být podle nich zaměněn za druh *Sicista betulina* a problémy dělá také *Sicista s. nordmanni*, největší poddruh myšivky stepní (Cserkés et al. 2009). Oppliger a Becker (o. c.) proto druhy kvůli lepšímu porovnání rozdělili do pěti skupin: současné *S. betulina*, pozdněpleistocenní *S. betulina*, současné *S. subtilis* 1, současné *S. subtilis* 2 a pozdněpleistocenní *S. subtilis*. Test Mahalanobisovy vzdálenosti potvrdil příslušnost nálezů k pozdněpleistocenní skupině *Sicista betulina* na základě M1 a m1. Nedostatek M2 a m2 jim však nedovolil potvrzení výsledků.

Poměrné diagramy umožňují grafické srovnání zubních rozměrů. Zde Oppliger a Becker (o. c.) realizovali čtyři referenční profily pozdněpleistocenních a současných *S. betulina* a *S. subtilis*. Profily těchto vzorků a profily vzorků z Vâ Tche Tchâ odhalily podobnost mezi fosilními a současnými nálezy *S. betulina*. Diskriminačními parametry byly šířky M1, M2, m1 a m2. Použití této metody pro identifikaci pozdněpleistocenních nálezů *Sicista betulina* a *Sicista subtilis* se jim tedy zdálo být úspěšné, avšak pro zuby P4, M3 a m3 byla podle nich potřeba opatrnost kvůli nedostatku morfometrických dat.

Oppliger a Becker (o. c.) na molárech *Sicista betulina* navíc identifikovali dodatečné výběžky, zejména na m1 a m2. Na horních molárech se tento znak nenašel. Na 13 m1 a 14 m2 byl nalezen výběžek v poklesu mezi entoconidem a posterolophem a na 5 m1 také na anteriorní části entoconidu. Všechny m1 také ukázaly malou konkávitu mezi hypoconidem a protoconidem, 13 m1 částečně prominentní hypoconid na labiální straně a 12 m1 dobře vyvinutý mesolophid. U druhu *Sicista subtilis* se navíc podle Kalthoffové et al. (2007) okluzální obrys u dolní m1 sbíhá anteriorně a v místě, kde ectoflexid dosahuje bočního okraje zubu, se nachází mělká konkávita (obr. 3.). *Sicista betulina* má obrys oválnější a kulatější.



Obr. 4. Molár m1 *Sicista subtilis* (a) a *Sicista betulina* (b) (Kalthoff et al. 2007).



Obr. 5. Dentální terminologie stoliček rodu *Sicista*. 1 anterocone, 2 paracone, 3 protocone, 4 endoloph, 5 mesoloph, 6 metacone, 7 hypocone, 8 posteroloph, 9 anteroloph, 10 protoloph, 11 metaloph, 12 messossette, 13 posterofossette, 14 endosinus, 15 anteroconid, 16 metaconid, 17 protoconid, 18 mesolophid, 19 entoconid, 20 hypoconid, 21 posterolophid, 22 pseudomesolophid, 23 metalophid, 24 rameno entoconidu, 25 konkávita za hypoconem (Kimura 2011).

6 Rod *Sicista* v evropském fosilním záznamu

Evropský fosilní záznam rodu je poměrně bohatý - Kowalski (2001) shrnující fosilní záznam 700 lokalit evropského pleistocénu jej uvádí ze 132 nalezišť. Aktualizovaný soupis v práci Rofese et al. (2012) uvádí celkem 51 lokalit staropleistocenního stáří (MN17-Q2), 38 lokalit středopleistocenního stáří a 51 lokalit mladopleistocenních, celkem jde tedy o 140 lokalit. Celkový přehled zastoupení nálezů v jednotlivých stratigrafických horizontech podává tab. 2. a příl. 1.

Tab. 2. Přehled nálezů rodu *Sicista* v jednotlivých stratigrafických horizontech pleistocénu (podle Kowalského 2001).

stratigrafie		sp.	bet	prel	subt	celkem
Q4	Vistulian	3	22	1	17	42
Q3	Toringian	22	14	2	14	52
Q2	Late Biharian	5	-	10	1	16
Q1	Early Biharian	11	-	7	-	18
MN17	Villányian	2	-	1	-	3

Rozdíly v zastoupení jednotlivých stratigrafických úseků jsou poplatné odlišné interpretaci jednotlivých nálezů – v porovnání s Kowalského soupisem je Rofesův přehled zatížen větším množstvím očitých chyb a nepřesností (opakování jednoho naleziště ve více stratigrafických kategoriích, chyby v zařazení zejména středo- a mladopleistocenních nálezů).

Přes tyto věcně nepříliš významné rozdíly ukazují uvedené přehledy, že většina nálezů pochází z lokalit posledního glaciálního cyklu a středního pleistocénu. Staropleistocenní nálezy jsou obecně velmi vzácné, zpravidla jsou omezeny na jednotlivé izolované zuby. Ve většině případů jsou přiřazovány k fosilnímu druhu *Sicista praeloriger* KORMOS 1930 (19 staropleistocenních, 4 středopleistocenních lokalit). Další nálezy z toho úseku jsou vesměs označovány jako *Sicista* sp.

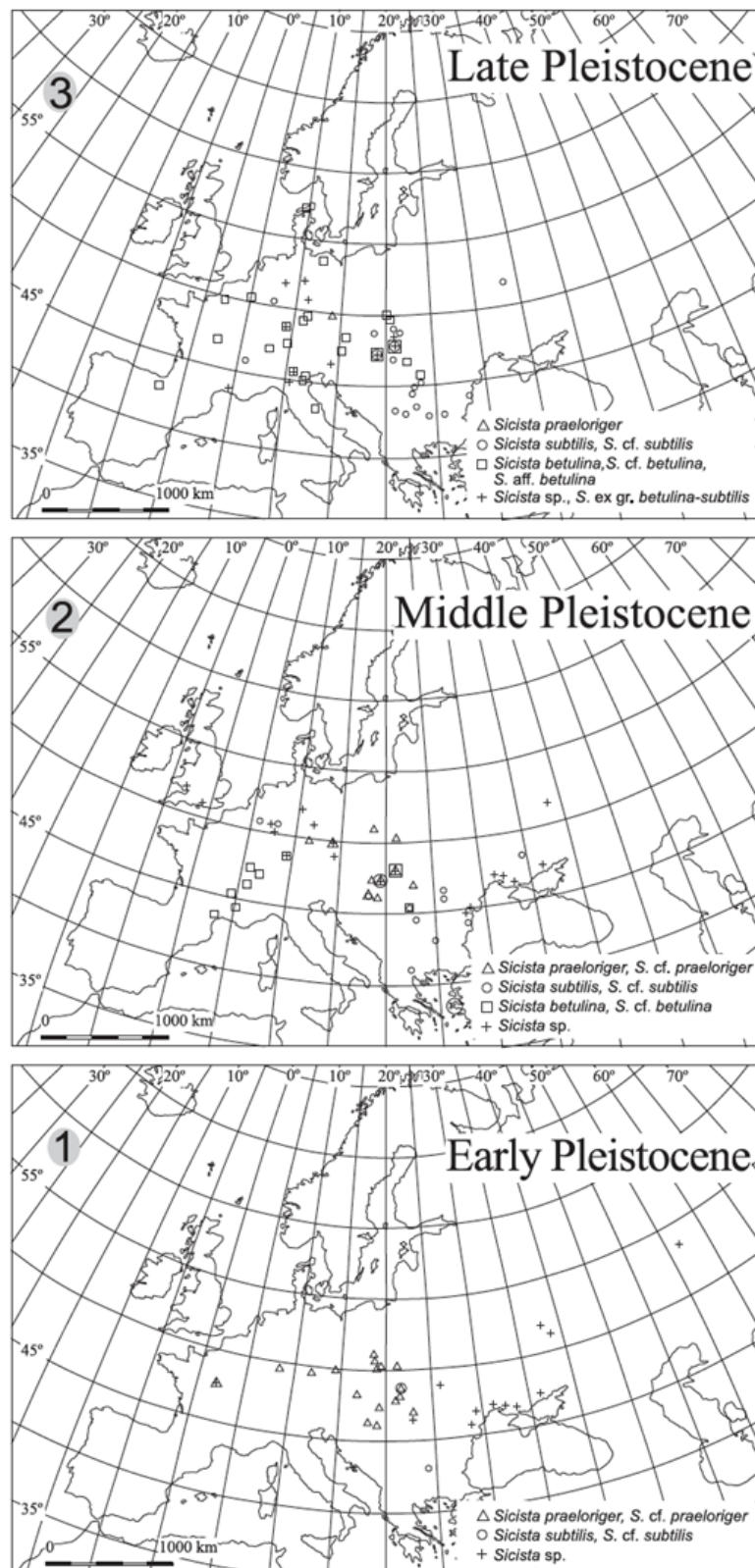
Sicista praeloriger byla popsána na základě spodní čelisti s úplnou řadou zubů z klasické spodnobihárské lokality Somlyóberg bei Püspöföld nyní označované jako Betfia 2 (Kormos 1930). Shodně se jménem druhu je tato forma tradičně pokládána za předkovský taxon *Sicista subtilis* (dříve

označovaný jménem *Sicista loriger* NATHUSIUS) příp. za společného předka *S. subtilis* a *S. betulina* (syn. *Sicista montana* MÉHELY 1913) - srv. např. Kowalski (2001). Tuto možnost naznačuje v diagnóze druhu i Kormos (o. c.). Diagnóza druhu (viz příl. 2.) se ovšem opírá vesměs o znaky, jejichž diskriminační hodnota není příliš jasná a v pozdějších mezidruhových srovnáních jsou blíže nehodnocené (masivnější zygomatický výběžek než recentní druhy, pozice foramina palatina, tvar processus coronoideus a processus angularis a zářez mezi kondylem a processus angularis). Podrobné srovnání v aktuální literatuře chybí. Většina staropleistocenních nálezů (19 lokalit) je širší než u recentních druhů. Tento druh také postrádá, nebo je jen málo naznačený, foramen. Taxonomický statut další staropleistocenní formy *Sicista vinogradovi* TOPAČEVSKI 1965 z ukrajinských spodnobíhárských lokalit Nogajsk, Kairy nebo Čerevičnoe (Rekovets & Nadachovski 1995) je nejasný, samostatné druhové postavení je obecně zpochybňováno (Kowalski 2001).

Jako *Sicista subtilis* je určován staropleistocenní materiál z lokality Temnata dupka v Bulharsku (Popov 2000) a nálezy z 12 středopleistocenních lokalit jihovýchodní Evropy, z jedné německé lokality a z lokality Maastricht-Belvedere v Nizozemsku (Kowalski 2001). 21 lokalit vesměs z jihovýchodní Evropy včetně Maďarska a Slovenska je udáváno z nejmladšího pleistocénu.

Nejstarší doklady identifikované jako *Sicista betulina* pocházejí až ze středního pleistocénu (celkem 8 lokalit), 24 lokalit je udáváno z nejmladšího pleistocénu. Ostatní doklady z uvedených úseků jsou určovány jako *Sicista* sp. (10 středopleistocenních, 8 mladopleistocenních lokalit).

Přes nejasnosti stran druhové příslušnosti jednotlivých nálezů je zcela zřejmé, že evropský areál rodu i všech shora zmíněných druhů byl v různých úsecích minulosti výrazně rozsáhlejší - zahrnoval i podstatnou část západní Evropy včetně Belgie nebo Francie a na jihu zasahoval až do Itálie.



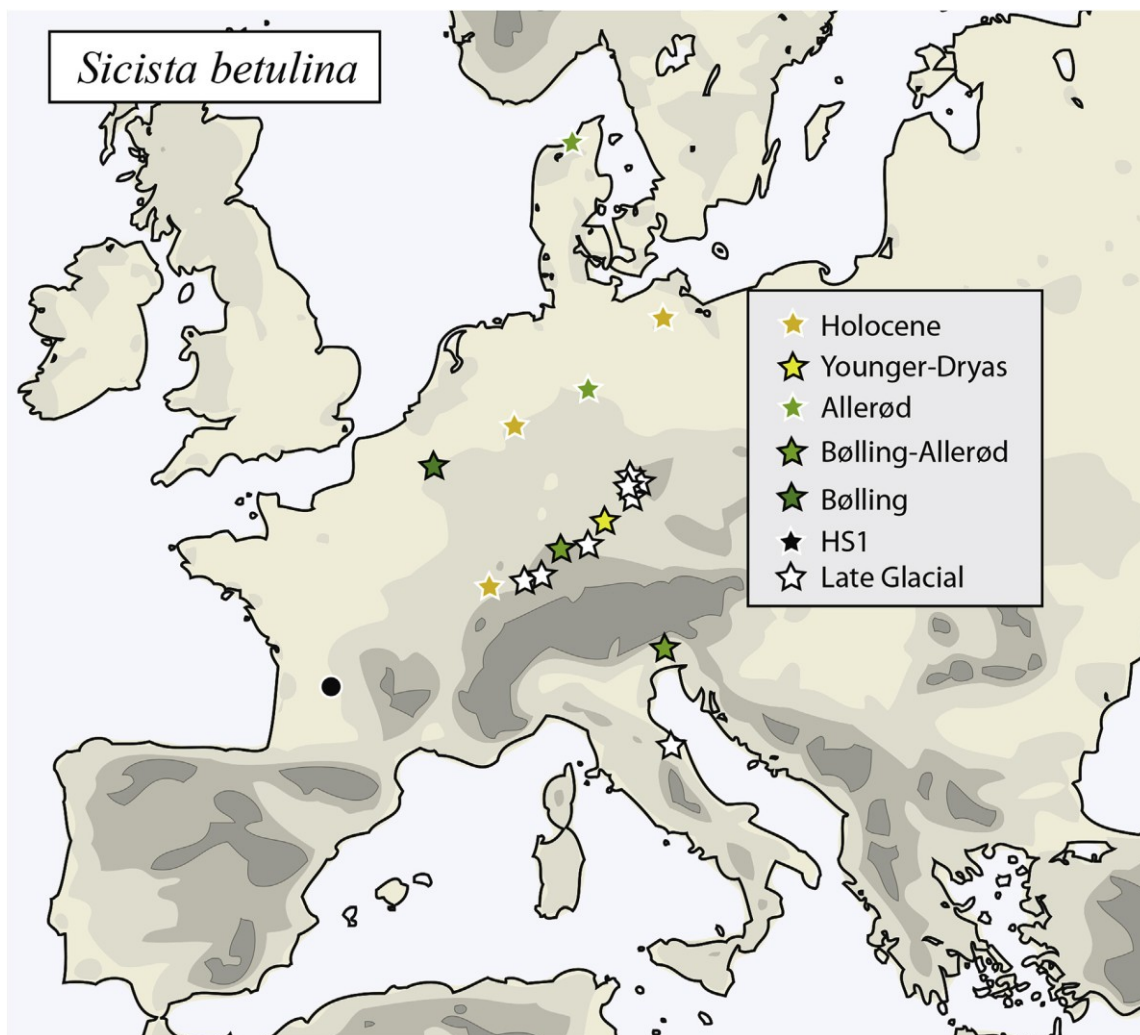
Obr. 6. Fossilní naleziště rodu *Sicista* v období pleistocénu (Rofes et al. 2012). Data pochází ze stejných zdrojů jako v příl. 1.

7 Rod *Sicista* v současném glaciálním cyklu – bezprostřední minulost dnešních populací

Z období mladšího pleistocénu pochází poměrně velké množství fosilních nálezů myšivek, a to převážně druhu *Sicista betulina*. Většina nálezů je soustředěna na úsek přelomu posledního glaciálu a holocénu resp. nejstarší fáze holocénu (preboreál, časný boreál). Z těchto úseků pocházejí nálezy z Německa, Švýcarska, Rakouska, Polska, ČR, Slovenska i Maďarska. Přítomnost zástupců rodu je zdůrazňována jako charakteristický moment biostratigrafických charakteristik tohoto údobí (Horáček a Ložek 1988). S výrazně širším rozšířením *Sicista betulina* třeba počítat i v klimaticky příznivějších úsecích posledního glaciálu (zejm. MIS 3 a MIS 4). Dokládají to např. nejbohatší nálezy druhu v již zmiňované lokalitě Vâ Tche Tchâ v severozápadním Švýcarsku, kde bylo nalezeno 100 zubů (Oppliger & Becker 2010), datované do závěru zóny MIS 3 - 45-30 ky BP (Becker et al. 2009). Nejjihozápadněji nález pochází ze severního podhůří Pyrenejí ve Španělsku z naleziště Lezetxiki II, z poloh datovaných do rozmezí 70-86 ky BP (Rofes et al. 2012). Srovnání distribuce myšivky horské od posledního glaciálu do holocénu můžeme vidět na obr. 6.

Hojnější v mladším pleistocénu byla také *Sicista subtilis*, jejíž areál výskytu byl také mnohem rozsáhlejší. Kromě běžného území výskytu jako je Maďarsko, Bulharsko nebo Rumunsko, se vyskytovala také v ne tak hojném počtu v západní Evropě (Kowalski 2001). Bona (2016) referoval o nález z jeskyně Caverna Generosa v severozápadní Itálii, což by mohl být první nález této myšivky na tomto území z posledního glaciálního období. Jeskyně se nachází v Lombardském Předalpí ve výšce 1450 m n. m. a poloha nálezu je datovaná do rozmezí 45-40 ky BP (Savoldi 2011, podle Bony 2016). Pro identifikaci byl použit molár m1, který ukázal větší afinitu k druhu *Sicista subtilis*. Pokud nález patří opravdu myšivce stepní, byl by to teprve třetí nález ze západní Evropy tohoto druhu. Další fosilie byly nalezeny v Gigny ve Francii, kde byl nález datován přibližně 32 ky BP (Chaline et al. 1995) a v západním Německu ve Wannenköpfe volcanoes. Fauna z této lokality pochází z přelomu Eemu a Weichselu (Kalthoff et al. 2007).

K radikální redukci areálu rodu *Sicista* v Evropě dochází zřejmě v závěru boreálu a zejména pak v atlantiku v důsledku velkoplošného rozšíření zapojených lesních formací (Horáček a Ložek 1988).

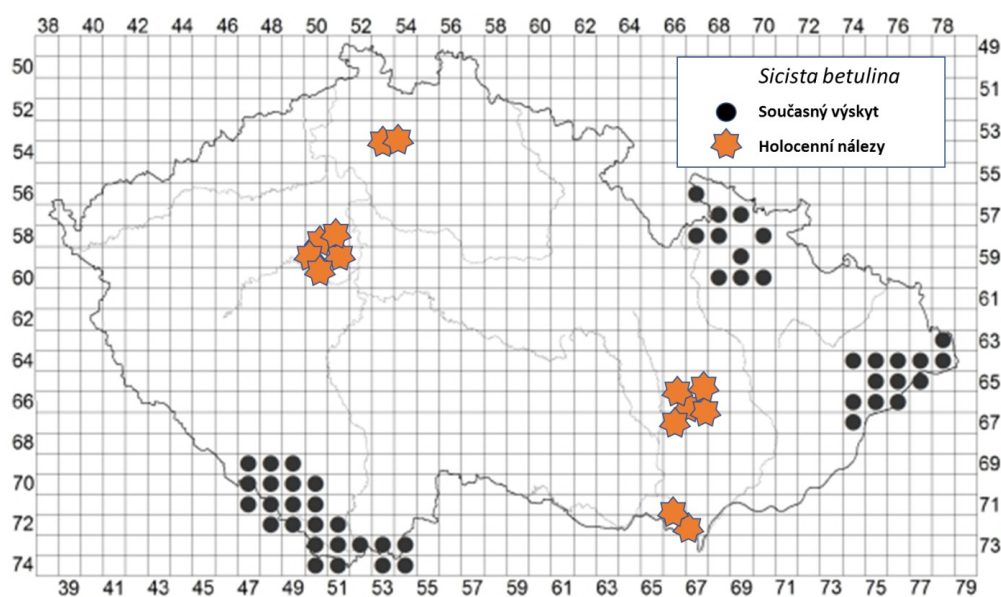


Obr. 7. Geografická pozice pozdněglaciálních a staroholocenních nálezů druhu *Sicista betulina* v západní Evropě (Royer 2016).

8 Fosilní nálezy rodu *Sicista* v českých zemích a na Slovensku

Jedinou studií podrobněji se zabývající fosilními doklady rodu *Sicista* z našeho území je práce Fejfara (1959). Vedle diskuse nálezů ze staropleistocenní lokality Koněprusy C718 a staroholocenního dokladu z vrstevného sledu Velká Kobylanka u Hranic poskytuje podrobný přehled znalostí a názorů týkajících se taxonomie a historie tohoto rodu. Intenzivní výzkumná aktivita následujících desetiletí nálezový aparát velmi podstatně rozšířila. S výjimkou záznamů rozptýlených v množství dílčích nálezových zpráv však většina nálezů nebyla dosud publikována, souborné shrnutí a srovnávací analýza nashromážděného materiálu nebyla dosud provedena (Horáček in litt.).

Celkem jsou tak z našeho území a ze Slovenska doklady rodu *Sicista* k dispozici z několika staropleistocenních lokalit (Včeláře 3, 5, Mladeč 1, Koněprusy C718, Chlum 4, Stránská skála), ze dvou lokalit středopleistocenních (Dobrkovice 2, Mladeč 2) a z různých vrstev souvislých vrstevných sledů závěru glaciálu a holocénu (srv. Horáček & Ložek 1988 aj.). Podobně jako v případě většiny zahraničních nálezů je rod *Sicista* ve fosilních společenstvech zastoupen izolovanými zuby či čelistními fragmenty jednotlivých kusů. Přesto v celkovém úhrnu jde i z našeho území o materiál nezanedbatelného rozsahu. Holocenní doklady rodu *Sicista* jsou k dispozici celkem z 62 fosilních společenstev 21 lokalit, celkem jde nejméně o 85 jedinců. Jmenovitě jde o následující lokality (počet vrstev s výskytem druhu/ MNI – minimální počet jedinců): (i) Český kras: Martina 1/1, Skalice 2/2, Bacín 2/2, Bašta 2/2, Za křížem 1/1, Bišilu 4/4, severní Čechy: Nízká Lešnice 1/1, Pod Černou louží 1/1, Moravský kras: Srnčí 4/5, Holštejská 3/4, Verunčina 2/3, Býčí 13/23, severní Morava: Velká Kobylanka 2/2, Pálava: Soutěska II 1/1, Tuřold N4 5/8, Slovenský kras: Maštalná 5/6, jesk. Červeného muže 1/1, Tisovecký kras: Péskö 8/16, Mara Medvedka 1/1, severní Slovensko: Ružín 1/1, Muráň 2/2. V nemalé části na fosilie bohatých odkryvů však *Sicista* zcela chybí. V mladopleistocenních a holocenních sledech je výskyt rodu soustředěn na nejstarší úsek holocénu – preboreál a boreál. Rozšíření *Sicista betulina* v tomto úseku zahrnovalo i nížinné a střední polohy daleko od současného výskytu druhu (obr. 7), patrně i v tomto období byl její výskyt spíše ostrůvkovitý (srv. absence v řadě početných souborů). Podrobná taxonomická analýza těchto dokladů a jejich biometrické a biogeografické zhodnocení bude předmětem navazující diplomové práce.



Obr. 8. Současný výskyt myšivky horské v ČR (Anděra & Gaisler 2012) a geografická posice dokladů ze staršího holocénu (Horáček in litt.).

9 Závěr

V této práci jsem se zabývala euroasijským rodem *Sicista*, o kterém v určitých oblastech existuje jen málo informací a všeobecně je málo prozkoumaný. Snažila jsem se proto dát dohromady dostupné informace a znalosti o tomto taxonu a zhodnotit jeho současný stav a případné nedostatky. V úvodu práce jsem se zabývala jeho systematikou, fylogenetickými kořeny, časnými areálovými expanzemi a druhovým složením včetně jeho habitatů a současných areálů. Zvláštní kapitola byla věnována porovnání dvou evropských druhů s největšími areály, *Sicista subtilis* a *Sicista betulina*, včetně jejich dentální morfologie a používaných morfometrických metod. Poslední části bakalářské práce byly věnované fosilnímu záznamu rodu na evropském území včetně České republiky od období pleistocénu až do holocénu.

Jak už bylo řečeno výše, taxon je poměrně málo prozkoumaný a stále existuje řada nejasností. Příkladem je například jeho komplikovaná systematika, ale také samotné fylogenetické kořeny rodu. U taxonu dochází také často ke změnám v jeho druhovém a převážně poddruhovém složení, což bychom v budoucích pracích neměli zapomínat brát v potaz, například při morfologickém a morfometrickém porovnávání dentálních charakteristik. Existuje početný fosilní materiál, zvláště z posledního cyklu (včetně přímých dokladů refugiálního výskytu v průběhu glaciálu), ve většině případů však nelze na předpokládané druhové určení spoléhat. Fosilní materiál je často velmi opotřebovaný a fragmentovaný a bývá nalézán pouze v malých množstvích, což analýzy fosilních dokladů významně ztěžuje. Je zde řada nejasností týkající se druhové příslušnosti pliocenních a pleistocenních dokladů a je proto nutná zevrubná revize s podrobným přehodnocením reálných determinačních možností a analýzou fenotypových trendů.

10 Seznam použitých zdrojů

- Anděra M. & Gaisler J. 2012.** Savci České republiky: popis, rozšíření, ekologie, ochrana. *Academia*, Praha.
- Baskevich M. I. 1996.** On morphologically similar species in the genus *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). *Bonner Zoologische Beiträge*, 46: 133-140.
- Baloyan S., Shenbrot G. & Bukhnikashvili A. 2015.** *Sicista armenica*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 01 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Becker D., Aubry D. & Detrey J., 2009.** Les dolines du Pléistocène supérieur de la Combe de "Vâ Tche Tchâ" (Ajoie, Suisse) : un piéage et restes de mammifères et artefacts lithiques. *Quaternaire*, 20: 135-148.
- Bona F. 2016.** The first record of the birch mouse *Sicista* in the upper Pleistocene sediments of Caverna Generosa (Como, NW Italy) with morphometrical, morphological and ecological considerations. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 122: 1-12.
- Chaline J. 1972.** Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie). *Cahiers de Paléontologie Centre National de la Recherche Scientifique*, Paris.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P. & Campy M. 1995.** The last glacial/interglacial record of rodent remains from the Gigny karst sequence in the French Jura used for palaeoclimatic and palaeoecological reconstructions. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 117: 229-252.
- Cserkés T. 2007.** High relative frequency of *Sicista subtilis* (Dipodidae, Rodentia) in owl-pellets collected in Borsodi Mezőség (NE Hungary). *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*, 31: 173–178.
- Cserkés T., Kitowski I., Czochra K. & Rusin M. 2009.** Distribution of the Southern birch mouse (*Sicista subtilis*) in East-Poland: Morphometric variations in discrete European populations of superspecies *S. subtilis*. *Mammalia*, 73: 221–229.
- Cserkés T., Aczél-Fridrich Z., Hegyeli Z., Sugár S., Czabán D., Horváth O. & Sramkó G. 2015** Rediscovery of Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterisation of its phylogenetic affinities. *Mammalia*, 79(2): 215–224.
- Cserkés T., Rusin M. & Sramkó G. 2016.** An integrative systematic revision of the European southern birch mice (Rodentia: Sminthidae, *Sicista subtilis* group). *Mammal Review* 46(2): 114–130.
- Cserkés T., Fülöp A., Almerekova S., Kondor T., Laczkó L. & Sramkó G. 2017.** Phylogenetic and Morphological Analysis of birch mice (Genus *Sicista*, Family Sminthidae, Rodentia) in the Kazak Cradle with Description of a New Species. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-17.
- Cserkés T. & Kennerley R. 2017.** *Sicista subtilis*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 02 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Daxner-Höck G. 1999.** Family Zapodidae. Pp. 337-342. In: Rössner G. E. & Heissig K. (Eds.): The Miocene Land Mammals of Europe. *Verlag F. Pfeil*, München.
- Daxner-Höck G. & Wu W. 2003.** *Plesiosminthus* (Zapodidae, Mammalia) from China and Mongolia: migrations to Europe. *Deinsea*, 10: 127-151.
- Ellerman J. R. 1940.** The Families and Genera of Living Rodents. Vol. 1. Rodents other than Muridae. *Trustees of the British Museum (Natural History)*, London.
- Emry R. J. & Korth W. W. 1989.** Rodents of the Bridgerian (middle Eocene) Elderberry Canyon Local Fauna of Eastern Nevada. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 67: 1–14.
- Fejfar O. 1959.** Fossilní zástupci rodu *Sicista* Gray, 1827 na území ČSR. *Časopis pro mineralogii a geologii*, 4: 25-39.
- Freudenthal M., 1997.** Paleogene rodent faunas from the province of Teruel (Spain). Pp. 397-415. In: Aguilar J. P., Legendre S. & Michaux J. (Eds.): Actes Du Congrès Biochrom'97. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes*, Montpellier, 21.

- Green M. 1977.** Neogene Zapodidae (Mammalia: Rodentia) from South Dakota, *Journal of Paleontology*, 51(5): 996–1015.
- Holden M. E. 1993.** Family Dipodidae. Pp. 487–499. In: Wilson D. E. & Reeder, D. M. (Eds.): *Mammal Species of the World*, Second Edition. *Smithsonian Institution Press*, Washington and London.*
- Holden M. E. & Musser G. G. 2005.** Family Dipodidae. Pp. 871–893. In: Wilson D. E., Reeder D. M. (Eds.): *Mammal Species of the World*, Third Edition. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore.
- Holden-Musser M. E., Cserkés T. & Musser G. 2016.** Family Sminthidae (Birch Mice). Pp. 22–48. In: Wilson D. E., Lacher T. E. Jr., Mittermeier R. A. (Eds.): *Handbook of the Mammals of the World*. *Lynx Editions*, Barcelona.
- Horáček I. & Ložek V., 1988.** Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. *Rozprawy československé akademie věd*, 98(4): 1–106.
- Jansa S. & Weksler M. 2004.** Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256–276.
- Jánossy D., 1986.** Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. *Akadémiai Kiadó*, Budapest.
- Kalthoff D. C., Mörs T. & Tesakov A. 2007.** Late Pleistocene small mammals from the Wannenköpfe volcanoes (Neuwied Basin, western Germany) with remarks on the stratigraphic range of *Arvicola terrestris*. *Geobios*, 40: 609–623.
- Kennerley R. 2017.** *Sicista kluchorica*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species Downloaded on 02 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Kimura Y. 2011.** The earliest record of birch mice from the early Miocene Nei Mongol, China. *Naturwissenschaften*, 98: 87–95.
- Kimura Y. 2013.** Chapter 30. Intercontinental Dispersals of Sicistine Rodents (Sicistinae, Dipodidae, Rodentia) Between Eurasia and North America. Pp. 655–675. In: Wang X., Flynn L. J. & Forterius M. (Eds.). *Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology*. *Columbia University Press*, New York.
- Klingener D. 1964.** The comparative myology of four dipodoid rodents (Genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista*, and *Jaculus*). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan*, 124: 1–100.
- Koenigswald W. & Heinrich W. D., 1999.** Mittelpleistozäne Säugetierfaunen aus Mitteleuropa – der Versuch einer biostratigraphischen Zuordnung, *Kaupia*, 9: 53–112.
- Kormos T. 1930.** Diagnosen neuer Säugetiere aus dem Oberpliozänen fauna des Somlyóberges bei Püspökföld. *Annales Musei Nationalis Hungarici*, 27: 237–246.
- Korth W. W. 1994.** The Tertiary Record of Rodents in North America. *Topics in Geobiology*, 12: 213–221.
- Kovalskaya Y. M., Aniskin V. M., Bogomolov P. L., Surov A. V., Tikhonov I. A., Tikhonova G. N., Robinson T. J. & Volobouev V. T. 2011.** Karyotype reorganisation in the *subtilis* group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution. *Cytogenetic and genome research*, 132: 271–288.
- Kowalski K. 2001.** Pleistocene rodents of Europe. *Folia Quaternaria*, 72: 219–222.
- Kryštufek B. & Vohralík V. 2005.** Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. *Knjižnica Annales Majora*, Koper.
- Lebedev V. S., Bannikova A. A., Pages M., Pisano J., Michaux J. R. & Shenbrot G. I. 2013.** Molecular phylogeny and systematics of Dipodoidea: a test of morphology-based hypotheses. *Zoologica Scripta*, 42: 231–249.
- Li Q. & Meng J. 2010.** *Erlanomys combinatus*, a primitive myodont rodent from the Eocene Arshanto Formation, Nuhetingboerhe, Nei Mongol, China. *Vertebrata Palasiatica*, 48(2): 133–144.
- Lopatin A. V. & Zazhigin V. S. 2000.** The History of the Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) in the Miocene of Asia: 2. Zapodidae. *Paleontological Journal*, 34(4): 449–454.
- Mahalanobis P. C. 1936.** On the generalised distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India*, 2: 49–55.

- Marquet J. C. 1989.** Paléoenvironnement et Chronologie des sites du domaine Atlantique français d'âge Pleistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Ph.D. Thesis, Université de Bourgogne, Dijon*.*
- Maul L. 1990.** Überblick über die unterpleistozänen Kleinsäugerfaunen Europas. *Quartärpaläontologie*, 8: 153-191.
- Maul L. 2002.** The Quaternary small mammal faunas of Thuringia (Central Germany). Pp. 79-96. In Meyrick R. A. & Schreve D. C. (Eds.): The quaternary of Central Germany (Thuringia and Surroundings) Field Guide. *Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft / Forschungsstation für Quartärpaläontologie, Weimar*.*
- Mayhew D. F. 1978.** Late Pleistocene small mammals from Arnisa (Macedonia, Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 81(3): 302-321.
- Méhely L. 1913.** Die Streifenmäuse (Sicistinae) Europas. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 11: 220-256.
- Mitchell-Jones A. J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P. J. H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J. B. M., Vohralík V. & Zima J. 1999.** Atlas of European mammals. *Academic Press, London*.
- Molur S. 2016.** *Sicista concolor*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 30 April 2018. <www.iucnredlist.org>
- Nadachowski A. 1990.** Lower Pleistocene rodents of Poland: faunal succession and biostratigraphy. *Quartärpaläontologie*, 8: 215-223.
- Oppliger J. & Becker D. 2010.** Morphometrical analyses of northern Birch Mice (*Sicista betulina* Pallas 1779; Mammalia; Rodentia) discovered in a rich locality from the Late Pleistocene of northwestern Switzerland. *Comptes Rendus Palevol*, 9: 113-120.
- Popov V. V. 2000.** The small mammals (Mammalia: Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia) from Cave 16 (North Bulgaria) and the palaeoenvironmental changes during the Late Pleistocene. Pp. 13-65 In: Ginter B., Kozłowski J. K. & Laville K. (Eds.): Temnata Cave. Excavations in Karlukovo Karst Area, Bulgaria. *Jagellonian University Press, Krakow*.
- Pucek Z. 1982a.** *Sicista betulina* (Pallas 1778) - Waldbirkenmaus. Pp. 516-538. In: Niethammer J. & Krapp F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, Rodentia II. *Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- Pucek Z. 1982b.** *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) - Steppenbirkenmaus. Pp. 501-515. In: Niethammer J. & Krapp F. (Eds.): Handbuch der Säugetiere Europas, Rodentia II. *Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden*.
- Qiu Z. D. & Storch G. 2000.** The early Pliocene micromammalian fauna of Bilike, Inner Mongolia, China (Mammalia: Lipotyphla, Chiroptera, Rodentia, Lagomorpha). *Senckenb Lethaea*, 80: 173-229.*
- Rekovets L. & Nadachowski A., 1995.** Pleistocene voles (Arvicolidae) of the Ukraine. *Paleontologia i Evolució*, 28-29: 145-245.
- Rofes J., García-Ibaibarriaga N., Murelaga X., Arrizabalaga Á, Iriarte M. J., Cuenca-Bescós G. & Villaluenga A. 2012.** The southwesternmost record of *Sicista* (Mammalia; Dipodidae) in Eurasia, with a review of the palaeogeography and palaeoecology of the genus in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348-349: 67-73. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.06.016>
- Savoldi M. 2011.** Caverna Generosa (Lo Co 2694). La serie della "Saletta": analisi macro e microterologica. *Degree Thesis, Univ. Studi Milano, Milano*.*
- Shenbrot G. I. 1992.** Cladistic approach to analysis of phylogenetic relationships among Dipodoidea (Rodentia; Dipodoidea). *Archives of the Zoological Museum of Moscow State University*, 29: 176-200.*
- Shenbrot G. I., Sokolov V. E., Heptner V. G. & Kovalskaya Y. M. 1995.** Mammals of the fauna of Russia and contiguous countries. Dipodoid Rodents. *Nauka Press, Moscow*.*
- Shenbrot G. 2016.** *Sicista kazbegica*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 02 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Shotwell J. A. 1970.** Pliocene mammals of southeast Oregon and adjacent Idaho. *Bulletin of the Museum of Natural History, University of Oregon*, 17: 1-103.

- Simpson G. G. 1941.** Large Pleistocene felines of North America. *Am. Museum Novitates*, 1136: 1–27.
- Sokolov V. E., Kovalskaja Y. M., Baskevich M. I. 1989.** On species status of northern birch mice *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea). *Zoological Zhurnal*, 68: 95-106.*
- Stein B. R. 1990.** Limb myology and phylogenetic relationships in the superfamily Dipodoidea (birch mice, jumping mice, and jerboas). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 28: 299–314.
- Tsytsulina K., Bukhnikashvili A. & Shenbrot G. 2008.** *Sicista caucasica*. In: IUCN 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 01 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Tsytsulina K., Formozov N., Zagorodnyuk I. & Sheftel B. 2016.** *Sicista strandi*. In: IUCN 2018. The IUCN Red List of Threatened Species. Downloaded on 02 May 2018. <www.iucnredlist.org>
- Vinogradov B. S. 1925.** On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1925: 577–585.*
- Vinogradov B. S. 1930.** On the Classification of Dipodidae (Rodentia) 1. Cranial and dental characters. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR*, 1930: 331-350 (v ruštině).*
- Vinogradov B. S. 1937.** Fauna of the USSR; Mammals, Jerboas. *Academy Nauk SSSR Publishing House*, Moscow-Leningrad (v ruštině).*
- Vorontsov N. N., Malygina N. A. & Radjabli S. I. 1971.** Chromosomes of the jerboas (Rodentia, Dipodidae). *Zoological Journal*, 50: 1853–1860 (v ruštině).*
- Wang B. Y. & Qiu, Z. X. 2000.** Dipodidae (Rodentia, Mammalia) from the lower member of Xianshuihe Formation in Lanzhou Basin, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica*, 38(1): 10–35.
- Wu S., Wu W., Zhang F., Ye J., Ni X., Sun J., Edwards S. V., Meng J. & Organ C. L. 2012.** Molecular and Paleontological Evidence for a Post-Cretaceous Origin of Rodents. *PLOS One*, 7(10): 1-11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046445>
- Zhang Q., Xia L., Kimura Y., Shenbrot G., Zhang Z., Ge D. & Yang Q. 2013.** Tracing the origin and diversification of Dipodoidea (order: Rodentia): evidence from fossil record and molecular phylogeny. *Evolutionary Biology*, 40: 32–44.

*sekundární zdroje

Příloha 1.: Seznam evropských lokalit s rodem *Sicista* během mladšího, středního a staršího pleistocénu (Rofes et al. 2012) <<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.06.016>> Data pochází z: Chaline (1972), Mayhew (1978), Jánossy (1986), *Marquet (1989), Nadachovski (1990), Maul (1990, *2002), Rekovets & Nadachovski (1995), Koenigswald & Heinrich (1999), Kowalski (2001), Kalthoff et al. (2007), Oppliger & Becker (2010), Rofes et al. (2012).

* sekundární zdroj (data nebylo možno ověřit)

Stage	Country	Site	Species
Early Pleistocene	Austria	Deutsch-Altenburg	<i>Sicista praeloriger</i>
	Bulgaria	Temnata Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Czech Rep	Mladeč-1	<i>Sicista</i> sp.
	France	Les Valerots 4	<i>Sicista</i> sp.
	France	Les Valerots	<i>Sicista praeloriger</i>
	Germany	Sackdilling	<i>Sicista praeloriger</i>
	Germany	Hohen-Sülzen	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Nagyharsanyhégy 4	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Ujlaki-hegy	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Osztramos-8	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Osztramos-2	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Hungary	Osztramos 14	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Beremend 11	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Moldova	Tanatary	<i>Sicista</i> sp.
	Moldova	Čišmikioj	<i>Sicista</i> sp.
	Poland	Zamkowa Dolna Cave C	<i>Sicista praeloriger</i>
	Poland	Kamyk	<i>Sicista praeloriger</i>
	Poland	Zabia Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Romania	Betfia-XIII	<i>Sicista</i> sp.
	Romania	Betfia VIII	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>

Stage	Country	Site	Species
Late Early/Early Middle Pleistocene	Romania	Betfia-IX, Chișcău-1	<i>Sicista</i> sp.
	Romania	Betfia-II, Betfia-VII	<i>Sicista praeloriger</i>
	Russia	Akkulaevo 2–3, Novotroickoe, Il'inka	<i>Sicista</i> sp.
	Slovakia	Včeláre 5	<i>Sicista</i> cf. <i>praeloriger</i>
	Slovakia	Včeláre	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Ukraine	Čerevičnoe-2	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Zhevakhova Gora 5	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Kryžanovka, Tiligul, Čortkov, Bol'shevik-2, Nogajsk ^a , Kairy ^a	<i>Sicista</i> sp.
	Czech Rep	Chlum	<i>Sicista</i> sp.
	Czech Rep	Koněprusy-C 718	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Villany-6, Villany-8, Nagyarsanyhegy-4, Somssich Hill-2, Kövesvarad, Villany8/9- 11, Villany 8/12	<i>Sicista praeloriger</i>
	Poland	Rębielice Królewskie, Zalesiaki-1A, Kozi Grzbiet-2	<i>Sicista praeloriger</i>
	Romania	Betfia-VII, Betfia V, Subpiatră	<i>Sicista praeloriger</i>
	Russia	Korotoâk	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Čerevičnoe-1 ^a	<i>Sicista</i> sp.
Middle Pleistocene	Ukraine	Tiligul, Nogajsk ^a , Kairy ^a	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Kotovka	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Morozovka-2	<i>Sicista</i> sp.
	Bulgaria	Morovitsa Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Czech Rep	Dobrkovice-2	<i>Sicista</i> sp.
	France	Abri de Rochedane	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>
	France	Vergranne	<i>Sicista betulina</i>
	France	Orgnac	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>

Stage	Country	Site	Species
	France	Baume Moula-Guercy	<i>Sicista cf.betulina</i>
	France	Vaufrey, Aldène	<i>Sicista betulina</i>
	Germany	Miesenheim-1, Kärlich	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Sudmer Berg-2	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Weimar-Ehringsdorf, Osteifel Volcanoes, Genkingen-2	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Hunas	<i>Sicista praeloriger</i>
	Germany	Plaidter Hummerich A im Neuwieder Becken	<i>Sicista subtilis</i>
	Germany	Erkenbrechtsweiler bei Kirchheim	<i>Sicista betulina</i>
	Greece	Arnissa	<i>Sicista subtilis</i>
	Greece	Latomi-1	<i>Sicista subtilis</i>
	Hungary	16 Országház Str.	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	25 Fortuna Str.	<i>Sicista cf.praeloriger</i>
	Hungary	21 Országház Str.	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Uppony-1, layers 4, 6	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Tarkö	<i>Sicista cf.praeloriger</i>
	Hungary	Castle Hill-Hilton	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Hungary	Hórvölgy cave	<i>Sicista cf.betulina</i>
	Hungary	Uppony-1, layers 1, 2, 3	<i>Sicista cf.betulina</i>
	Hungary	Vertesszölös	<i>Sicista praeloriger</i>
	Hungary	Nagyharsanyhegy-6	<i>Sicista cf. subtilis</i>
	Hungary	Solymar	<i>Sicista subtilis</i>
	Netherlands	Maastricht-Belvedere (Fauna 2–4)	<i>Sicista subtilis</i>
	Poland	Rębielice Królewskie 1B	<i>Sicista praeloriger</i>
	Romania	Casian Cave, Gura Dobrogei 1 , 2	<i>Sicista</i> sp.
	Romania	Retbav-Dealul Tigalinor	<i>Sicista cf.subtilis</i>

Stage	Country	Site	Species
Late Pleistocene	Romania	Sîndomînic	<i>Sicista subtilis</i>
	Romania	Cave 10 in Lupsa Valley	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	La Adam cave	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Romania	Cave 10 in Lupsa Valley, Cave in the Părului Valley	<i>Sicista subtilis</i>
	UK	Boxgrove	<i>Sicista</i> sp.
	UK	La Cotte St.-Brelade	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Bolshaya Kamyshevakha 1	<i>Sicista</i> sp.
	Ukraine	Demidovka	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Austria	Tunnelhöhle	<i>Sicista betulina</i>
	Austria	Teufelslucken ^b , Grosse Badlhöhle	<i>Sicista betulina</i>
	Belgium	Marie-Jeanne Cave	<i>Sicista betulina</i>
	Belgium	Scladina Cave	<i>Sicista betulina</i>
	Bulgaria	Temnata Cave, Bacho Kiro, Mecha Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Czech Rep	Zlatý Kun C718	<i>Sicista praeloriger</i>
	Denmark	Allerød: Nørre Lyngby	<i>Sicista betulina</i>
	France	Gigny	<i>Sicista subtilis</i>
	France	Arcy-sur-Cure, La Garenne	<i>Sicista betulina</i>
	France	Salpêtrière	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Wannenköpfe volcanoes	<i>Sicista subtilis</i>
	Germany	Ilsehöhle	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>
	Germany	Gutendorf	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina-subtilis</i>
	Germany	Steinheim an der Murr “Deckschichten”, Villa Seckendorff, Burgtonna	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Stuttgart-Untertürkheim ^b	<i>Sicista betulina</i>

Stage	Country	Site	Species
	Germany	Biedensteg	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Kemathenhöhle	<i>Sicista betulina</i>
	Germany	Fuchslotch im Krockstein	<i>Sicista</i> sp.
	Germany	Fuchslotch (near Sigmannsbrunn)	<i>Sicista betulina</i>
	Germany	Pisede	<i>Sicista betulina</i>
	Hungary	Kalman-Lambrecht Cave layer V	<i>Sicista</i> sp.
	Hungary	Suttö-6, Suttö 9 ^b	<i>Sicista</i> aff. <i>betulina</i>
	Hungary	Suttö-6	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Porlyuk	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina</i> - <i>subtilis</i>
	Hungary	Poroslyuk of Ballavölgy	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Remete Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Tarkö	<i>Sicista</i> ex. gr. <i>betulina</i> - <i>subtilis</i>
	Hungary	Subalyuk Cave, Erd	<i>Sicista</i> cf. <i>betulina</i>
	Hungary	Subalyuk Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>
	Hungary	Rejtek-1	<i>Sicista</i> sp.
	Italy	Averla cave ^b	<i>Sicista betulina</i>
	Italy	Broion Cave ^b , Ponte di Veja Cave A ^b	<i>Sicista betulina</i>
	Italy	Mezzena rock-shelter, Tagliente rock-shelter	<i>Sicista</i> sp.
	Italy	Ferrovia Cave ^b	<i>Sicista betulina</i>
	Poland	Mamutowa Cave	<i>Sicista betulina</i>
	Poland	Oblazowa Cave-2	<i>Sicista betulina</i>
	Poland	Oblazowa Cave-1	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	Scocul Scorotei	<i>Sicista betulina</i>
	Romania	La Adam Cave	<i>Sicista</i> cf. <i>subtilis</i>

Stage	Country	Site	Species
	Romania	Dealul Burzău	<i>Sicista cf.betulina</i>
	Romania	Hotilor Cave	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Romania	Climente-1 Cave	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Romania	Cioarei Cave, Movile Cave, Borsucilor Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Serbia	Vrelska Cave, Smolucka Cave	<i>Sicista subtilis</i>
	Slovakia	Skalka at Hôrka-Ondrej	<i>Sicista subtilis</i>
	Slovakia	Bojnice	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Slovakia	Maštalná Cave	<i>Sicista cf.subtilis</i>
	Slovenia	Potočka Zijalka	<i>Sicista sp.</i>
	Spain	Lezetxiki II	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Petersfels ^b	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Vâ Tche Tchâ	<i>Sicista betulina</i>
	Switzerland	Ettingen	<i>Sicista betulina</i>
	Ukraine	Novgorod Seversk	<i>Sicista cf.subtilis</i>

^a původně definovaná jako *Sicista vinogradovi*

^b původně definovaná jako *Sicista montana*

DIAGNOSEN NEUER SÄUGETIERE AUS DER OBER-
PLIOZÄNEN FAUNA DES SOMLYÓBERGES
BEI PÜSPÖKFÜRDŐ.

VON DR THEODOR KORMOS (Budapest).

7. *Sicista praeloriger* n. sp.

In ihrer Grösse entspricht diese Art einer kräftigen rezenten *Sicista loriger*. In der Molarenstruktur sind gegenüber der letzteren, keine wesentliche Unterschiede zu vermerken. Es gibt jedoch Exemplare, die gewissermassen Anklänge an die Charaktere der *Sicista montana* aufweisen.

Annales Musei Nationalis Hungarici. XXVII.

16

242

Der Jochbeinfortsatz der Maxilla ist an dem Typus viel massiver als an den rezenten Arten; die Foramina palatina, welche bei den letzteren zwischen dem p und m¹ enden, reichen bis zur Mitte der grossen Innenwurzel des m¹.

Auch bezüglich des Baues der Mandibel steht *Sicista praeloriger* zwischen *Sicista montana* und *Sicista loriger*. Der Kronenfortsatz ist kürzer, wie jener der *Sicista loriger*, und schliesst mit dem Processus articularis einen stumpferen Winkel ein, annähernd so, wie an der Mandibel von *Sicista montana*, bei welcher aber der Processus coronoideus noch kürzer und mehr zugespitzt ist. Der Processus angularis ist gleichfalls weniger spitz und labialwärts weniger ausgezogen, wie bei *Sicista loriger* und *Sicista montana*; dadurch erscheint die Inzisur zwischen dem Condylus und dem Processus angularis um ein beträchtliches weiter als bei den rezenten Arten. Das Foramen, welches bei *Sicista loriger* an der Basis des Angularfortsatzes zu beobachten ist, fehlt meistens, oder ist es nur schwach angedeutet.

Der Typus-Unterkiefer ist 10·6 mm, seine Zahnreihe 3·2 mm lang.

Typus: Unterkiefer mit vollständiger Zahnreihe.

Fundort: Somlyóberg bei Püspökfürdő.

Alter: Oberpliozän.

Horizont: Mittleres „Cromerian“.